ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 93

4

АПРЕЛЬ



Санкт-Петербург
„НАУКА"
2008

Учредители:

**РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО**

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

Журнал издается под руководством Отделения биологических наук РАН

Ответственный редактор номера **К. Л. Виноградова**
Зав. редакцией *Е. Б. Кривенко.* Технический редактор *О. В. Новикова*
Корректоры *О. В. Гусихина*, *Н. И. Журавлева* и *М. Н. Сенина*
Компьютерная верстка *О. В. Никитиной*

Дата публикации «Ботанического журнала», т. 93, № 3: 31.03.2008.
Лицензия ИД № 02980 от 06 октября 2000 г. Подписано к печати 28.03.2008. Формат 70×100 1/16. Бумага офсетная.
Печать офсетная. Усл. печ. л. 11.9. Уч.-изд. л. 14.0. Тираж 394 экз. Тип. зак. № 172. С 64

Санкт-Петербургская издательская фирма «Наука» РАН
199034, Санкт-Петербург, Менделеевская линия, 1
main@nauka.nw.ru «Ботанический журнал».
www.naukaspb.spb.ru, телефон (812)328-62-91

Первая Академическая типография «Наука», 199034, Санкт-Петербург, 9 линия, 12

Санкт-Петербург
Издательство «Наука»

УДК 582.251.04

Л. Н. Волошко

ОБЗОР СИСТЕМ *CHRYSOPHYTA*

L. N. VOLOSHKO. A REVIEW OF THE SYSTEMS OF THE *CHRYSOPHYTA*

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812) 234-45-12
E-mail: L.Voloshko@inbox.ru
Поступила 16.08.2007

Представлен критический обзор систем *Chrysophyta* начиная с первых фрагментарных сведений и завершая новейшими, основанными на ультраструктуре клетки, биохимии и данных молекулярной биологии. Обсуждаются родственные связи золотистых с гетероконтными водорослями и другими организмами, анализируются современные представления о происхождении золотистых водорослей.
Ключевые слова: *Chrysophyta,* обзор систем, филогения, родственные связи.

Золотистые водоросли — широко распространенная группа преимущественно пресноводных организмов. Они характеризуются неравными жгутиками, наличием в составе пигментов хлорофиллов *a* и *c*, а из каротиноидов — фукоксантина, придающего хлоропластам желто-коричневую окраску, и эндогенными кремниевыми цистами. Среди них преобладают монады, реже встречаются неподвижные формы амебоидной (ризоподиальной), коккоидной, капсоидной, паренхимной, нитчатой (часто переходящей в пальмеллоидную) структуры, отмечаются колониальные формы (Chrysophyte algae, 1995). В настоящее время насчитывается около 1500 видов.

В последние годы значительно возрос интерес к изучению золотистых водорослей. Эти организмы очень удобны для исследования эволюции протистов, динамики пищевых цепей в пресноводных экосистемах, оценки степени деградации водных экосистем в результате эвтрофикации и воздействия кислотных дождей. Они также представляют собой превосходную модель для изучения процессов метаболизма, биоминерализации, структуры поверхностных клеточных слоев (Kristiansen, 1996).

Однако многие положения в классификации золотистых до сих пор остаются дискуссионными. Современная классификация хризофитовых находится в постоянном движении, и возникающие проблемы аналогичны тем, с которыми сталкиваются альгологи в системе зеленых водорослей, особенно в отношении происхождения этих водорослей, эволюционной истории, возникновения отдельных структур и их функционального значения, а также принципов их классификации (Виноградова, 1982; Moestrup, 1995). До сих пор нет единого мнения, являются ли золотистые водоросли отделом или они распадаются на самостоятельные классы в составе хромофитовых водорослей, что, очевидно, связано с недостаточно разработанными представлениями о значимости таксономических признаков в пределах этой группы и отсутствием объективного определения статуса таксонов высокого

ранга в отличие от видовой категории (Майр, 1971). Ограниченность доступных при световой микроскопии морфологических признаков и отсутствие данных о жизненных циклах большинства видов чрезвычайно затрудняют их идентификацию и оценку разнообразия в водоемах. В отечественной литературе имеются лишь две монографии по золотистым водорослям и основаны они на данных только световой микроскопии (Матвиенко, 1954; Матвiенко, 1965).

В настоящей статье приводится критический обзор классификаций золотистых водорослей, обсуждаются принципы их построения, делаются попытки оценить родственные связи хризофитовых с учетом данных по ультраструктуре, биохимии и молекулярной биологии, а также анализируются современные представления об их происхождении.

Обзор систем хризофитовых

Исследования золотистых водорослей продолжаются более 200 лет. Первый период их изучения связан с использованием светового микроскопа.

Первые фрагментарные сведения о золотистых водорослях мы находим в работе O. Müller (1786). В его рисунках и описаниях распознаются подвижные клетки (*Antophysa vegetans* и *Synura uvella*) и структурные детали талломной организации *Hydrurus foetidus*. Ранние классификации (Ehrenberg, 1838) относили несколько известных в ту пору видов хризофитовых — *Synura uvella, Uroglena volvox* и *Synscrypta volvox* (= *Synura sphagnicola*) — в сем. *Volvocina*. Другие хризофиты — *Dinobryon sertularia* и *Epipyxis*, имеющие лорику, были включены в сем. *Dinobryina*. Все распознанные золотистые были отнесены к инфузориям, поскольку обладали способностью к самостоятельному движению и формированию спор. Именно эти признаки определяли в то время грань между низшими животными и растениями. В результате на протяжении длительного периода при их описании использовались правила зоологической номенклатуры (Agardh, 1824; Ehrenberg, 1838; Perty, 1852). Кульминацией фрагментарных исследований золотистых стала работа F. Stein (1878), в которой хризофиты впервые рассматривались уже как отдельная таксономическая категория — *Chrysomonadina* (= *Chrysomonadaceae*) с общим признаком: присутствие «бурого хлорофилла» (диатомина) в двух продольных лентах (лопастях) хлоропласта, одна из которых содержит красный глазок. Это семейство уже включало колониальные (*Synura*, *Uroglena* и *Synscrypta*) и многие неколониальные флагеллаты (*Microglena, Chrysomonas, Hymenomonas, Chrysopyxis, Stylochrysis*). *Dinobryon* (с лорикой) Stein поместил в отдельное сем. *Dinobryina* (= *Dinobryonaceae*). Он впервые указал на гетеротрофный (фагоцитарный) способ питания представителей сем. *Chrysomonadina* и, несмотря на присутствие у них хлоропласта, тесно связывал их с другими флагеллатами, справедливо полагая, что хризомонады являются связующим звеном между животным и растительным миром.

Этап первого синтеза начался с того, что золотистые были сближены с другими водорослями и стали обсуждаться их филогенетические взаимоотношения (Rostafinski, 1882; Klebs, 1892; Lemmermann, 1899). В 1870 г. русским исследователем Л. Ценковским (Cienkowski, 1870) было впервые описано эндогенное формирование цист у золотистых водорослей. Он отметил связь между флагеллатами и водорослями порядка *Parmales* (*Hydrurus*): с одной стороны, многие пальмеллоидные организмы могут формировать зооспоры, как у флагеллат, с другой стороны, многие флагеллаты могут иметь неподвижную пальмеллоидную стадию.

Это была первая, хотя и неотчетливо выраженная идея об уровнях организации у протистов.

Первые системы золотистых водорослей с использованием ботанической номенклатуры связаны с именами G. Klebs (1892) и G. Senn (1900). Klebs был первым, кто включил в эту группу не только подвижные организмы. Для флагеллат он установил систему, куда входили *Chloromonadina* (= *Raphidophyceae*) и *Chromomonadina* (= *Chrysophyceae*, *Hapthophyta*, *Phaeothamniophyceae* и *Synurophyceae*), а также бесцветные флагеллаты и эвгленовые. Группа *Chromomonadina* включала два семейства — *Chrysomonadina* и *Cryptomonadina*. Сем. *Chrysomonadina* Klebs разделил на группы *Chrysomonadina nuda* (*Chromulina*), *Chrysomonadina loricata* (*Dinobryon*) и *Chrysomonadina membranata* (*Mallomonas*). Klebs впервые обратил внимание на то, что многие организмы с золотистыми (бурыми) хлоропластами формируют кремниевые цисты.

Senn (1900), A. Pascher (1910, 1913) и другие авторы начали формировать иерархическую систему хризофитовых, разделяя их на семейства, подпорядки и порядки. К этому времени были идентифицированы уже 24 рода золотистых. Впервые было предложено использовать число жгутиков для разделения золотистых водорослей на семейства *Chromulinaceae* (с одним жгутиком), *Hymenomonadaceae* (с двумя равными жгутиками) и *Ochromonadaceae* (с двумя неравными жгутиками) (Senn, 1900). Идеи Senn были использованы гораздо позднее Pascher (1931) и P. Bourrelly (1965).

В своих ранних работах Pascher (1910, 1912) поддержал идею Senn об использовании числа жгутиков и их длины в качестве важнейшего таксономического признака хризофитовых. Он разделил их на три порядка: *Chromulinales* (с одним жгутиком), *Isochrysidales* (с двумя равными жгутиками) и *Ochromonadales* (с одним жгутиком). Позднее Pasher (1914) выделил класс *Chrysophyceae*, разделяя его на порядки по уровню организации таллома, перечеркивая при этом таксономическое значение жгутиков. Флагеллаты и амебы он поместил в *Chrysomonadales*, капсоидные формы — в *Chrysocapsales*, коккоидные — в *Chrysosphaerales* и нитчатые — в *Chrysotrichales* аналогично тому, как это было сделано у зеленых водорослей.

Таким образом, класс *Chrysophyceae* был установлен в современной форме в 1914 г., и этим названием была окончательно подтверждена принадлежность золотистых к растительному царству. Формально же класс *Chrysophyceae* был типизирован только в 1976 г. (Hibberd, 1976).

В 1931 г. Pasher разделил класс *Chrysophyceae* на пять подклассов на основе различий в морфологической структуре тела (амебоидной, коккоидной, нитчатой, монадной и капсоидной): *Chrysomonodinae*, *Rhizochrysidineae*, *Chrysocapsineae*, *Chrysosphaerineae* и *Chrysothrichineae*. Кроме того, он объединил классы *Chrysophyceae*, *Diatomophyceae* и *Xanthophyceae* в тип (штамм) *Chrysophyta*, который поставил их на один уровень с *Chlorophyta*, *Pyrrophyta* и *Phaeophyta*. Следует отметить, что Pasher впервые описал 43 рода и 103 вида золотистых водорослей. Для сравнения, определитель K. Starmach (1985) включает 966 видов хризофитовых.

На протяжении первой половины XX в. публиковались сведения по деталям строения золотистых, проводились ревизии небольших систематических групп или описывались новые виды, но все это было в рамках морфологической системы Pasher (Petersen, 1918; Korshikov, 1929; Krieger, 1930; Conrad, 1933; Hyber-Pestalozzi, 1941; Fritsch, 1951; Skuja, 1948, 1964; Матвиенко, 1954; Матвіенко, 1965). В результате этих исследований объем класса *Chrysophyceae* значительно возрос, что привело к расширению системы за счет установления новых порядков, семейств, родов и видов.

Морфологическая система Pascher широко использовалась, в том числе была принята российскими и украинскими альгологами. В России *Chrysophyta* рассматривались в ранге отдела (Голлербах, Полянский, 1951; Матвиенко, 1954; Матвiенко, 1965).

Конечно, были попытки провести ревизию системы Pasher и в этот период, но они были безуспешными, хотя и являются исторически интересными. A. Hollande (1952) попытался скомбинировать системы Pasher и Senn, подчеркивая важность в системе такого признака, как число жгутиков. H. F. Copeland (1956) включил в класс *Heterokonta* некоторые низшие грибы. В составе золотистых водорослей он выделил два порядка по признаку количества жгутиков: у *Ochromonadea* — два жгутика и *Silicoflagellata* — один жгутик. Система Hollande не была принята, но она стала основой для работы P. Bourrelly (1957, 1965).

Bourrelly (1957, 1965) на основе изучения структуры клетки, организации таллома и жизненного цикла золотистых попытался преобразовать систему Pascher в более филогенетически направленную. Если в 1957 г. он еще следовал системе Pascher, подчеркивая особую важность жизненных форм в классификации золотистых, то в 1965 г. уже отдавал предпочтение строению жгутиков. Формы без жгутиковых стадий Bourrelly рассматривал как более примитивные. Класс *Chrysophyceae* был подразделен им на три подкласса по присутствию жгутиков и их количеству: *Acontochrysophycidae* — жгутики отсутствуют на всех стадиях жизненного цикла; *Heterochrysophycidae* — имеется один жгутик (*Chromulinales*) или два неравных жгутика (*Ochromonadales*); *Isochrysophycidae* — два равных жгутика. При классификации внутри подклассов и порядков им использованы уровни морфологической организации и ряд других особенностей. Для золотистых водорослей система Bourrelly представляет кульминацию эры световой микроскопии (Kristiansen, 1995).

Starmach (1985) в своей схеме следовал за Bourrelly (1957, 1965), в ней были определены три различные линии: виды со жгутиками были включены в подкласс *Heterochrysophycidae* (порядки *Chromulinales* и *Ochromonadales*), виды без жгутиков — в подкласс *Acontochrysophycidae*. В третий, впервые выделенный им подкласс *Craspedomonadophycidae*, Starmach включил хоанофлагеллаты, которые, как выяснилось позднее (Hibberd, 1986), не имеют сходства в строении ни с одной из групп водорослей и в дальнейшем были отнесены к *Protozoa*.

Таким образом, для ранних классификаций хризофитовых была характерна двойственность номенклатурного подхода — зоологического и ботанического. Концепция таксонов высокого ранга у золотистых водорослей в эпоху световой микроскопии основывалась на комбинации морфологических признаков вегетативных клеток и талломов, а также их подвижных стадий, с такими признаками, как количество жгутиков, их строение и положение. Впервые сем. *Chrysomonadaceae* было установлено Stein (1878), подкласс *Chrysomonadineae* — Senn (1900), класс *Chrysophyceae* — Pascher (1910) и тип *Chrysophyta* — Pascher (1913, 1914).

С 1950-х годов начался новый период в изучении золотистых водорослей, связанный с совершенствованием методов исследования. Электронная микроскопия (ЭМ) дала новые филогенетически информативные данные; были начаты биохимические исследования пигментов и полисахаридов; кладистический анализ предоставил новые возможности для анализа эволюционных взаимоотношений; молекулярный анализ стал основой геносистематики.

К 1970-м годам ЭМ стала стандартным методом исследования ультраструктуры клетки, выявляющим сложность строения ее органелл. Уже первые работы (Parke

et al., 1955, 1956) привели к серьезной ревизии класса *Chrysophyceae*, в частности, гаптофитофые водоросли были выделены в самостоятельный класс *Haptophyceae* (Christinsen, 1962; Hibberd, 1976; Silva, 1980). Вслед за этим были описаны еще несколько новых классов: *Dictyochophyceae* (Silva, 1980; Moestrup, 1995; Saunders et al., 1995), *Synurophyceae* (Andersen, 1987), *Pelagophyceae* (Andersen et al., 1993), *Chrysomerophyceae* (Cavalier-Smith et al., 1995), *Phaeothamniophyceae* (Bailey et al., 1998). Кроме того, порядок *Sarcinochrysidales* sensu O'Kelly (1989) был перемещен в класс *Pelagophyceae* (Saunders et al., 1997). Широко обсуждалось положение среди хризофитовых так называемой «splinter» группы (синуровые, бединеллиды, силикофлагеллаты и бикосоициды) (Preisig, 1995; Moestrup, 1995).

Из результатов ЭМ исследований стало ясно, что одножгутиковые виды имеют вторые укороченные жгутики или остаточные базальные тела, а у видов, не имеющих жгутиков, были найдены двужгутиковые зооспоры (Preisig, 1995). В результате J. Kristiansen (1986, 1990) в своей системе хризофитовых, основанной на ЭМ, пренебрег этим признаком (количество жгутиков) как главным таксономическим критерием. Этому принципу следовала и система золотистых, предложенная H. Preisig (1995). Два порядка — *Chromulinales* (одножгутиковые) и *Ochromonadales* (двужгутиковые) были объединены им в один порядок *Chromulinales* Pascher 1910. Preisig (1995), учитывая новые сведения по строению жгутикового аппарата, митозу, цитокинезу, ультраструктуре клетки, а также по составу пигментов и другим биохимическим и физиологическим признакам включил в систему золотистых водорослей шесть порядков (*Bicosoedales*, *Chromulinales*, *Hibberdiales*, *Hydrurales*, *Sarcinochrysidales* и *Chrysomeridales*), хотя уже тогда существовали обоснованные предложения о выведении трех из них (*Bicosoedales*, *Sarcinochrysidales* и *Chrysomeridales*) из состава класса *Chrysophyceae* (Hibberd, 1976; Kristiansen, 1986, 1990; O'Kelly, 1989; Cavalier-Smith et al., 1995).

Использование методов молекулярной биологии внесло существенные изменения в филогенетический анализ золотистых (Andersen et al., 1999). Согласно данным секвенирования РНК рибосомной малой субъединицы (SSU rRNA) и кодирующего ее гена (rDNA), у 24 видов золотистых водорослей были выявлены шесть кладов (A—F): A — *Synurophyceae*, B — (B1) *Hibberdiales*, (B2) *Chromulinales*, C — *Ochromonadales*, D — *Phaeoplacales*, E — *Chrysosphaerales*, F — *Paraphysomonadaceae*.

Эти сведения подтвердили раннюю гипотезу Pascher (1910, 1912) и более поздние представления Bourrelly (1965, 1968, 1981) о важности для классификации золотистых водорослей на уровне таксонов высокого ранга (подкласс, порядок) такого таксономического признака, как количество/длина жгутиков (Andersen et al., 1999). Что касается жизненных форм (амебоидной, капсоидной, коккоидной и жгутиковой), то они сформировались внутри и моно-, и бифлагеллатных групп. Особый тип фаготрофии мог способствовать формированию большего по размеру короткого жгутика в клетках бифлагеллатной линии. Для удержания пищевой частицы короткий жгутик должен быть, по крайней мере, 1—2 мкм дл. (Moestrup, Andersen, 1991). В результате существование в системе таких порядков, как *Chromulinales* и *Ochromonadales*, снова оказалось правомерным. Все эти коренные изменения в системе хризофитовых не вступают в противоречие с позицией Bourrelly (1981), хотя дистанция между отдельными кладами оказалась невысокой (Andersen et al., 1999). В целом пока нет причины целиком отвергать классификационную схему Bourrelly.

Однако нужно отметить, что до настоящего времени не существует единого подхода к классификации золотистых водорослей. Различие во взглядах на золоти-

стые водоросли как таксон привело к неоднозначному представлению о ранге этой группы. В последние годы фактически полностью игнорируется таксон *Chrysophyta*, вместо него даже в последних зарубежных публикациях широко используются термины без номенклатурного ранга — «Chrysophytes» и «Golden algae» (Preisig, 1995; Encyclopedia.., 2001). В состав «Chrysophytes» помимо *Chrysophyceae* и *Synurophyceae* включаются классы гетероконтных водорослей с неясным систематическим положением — *Dichtyochophyceae*, *Pelagophyceae, Phaeothamniophyceae*, а также бесцветные жгутиковые *Bicosoecophyceae* и *Haptophyceae* (= *Prymnesiophyceae*) (Kristiansen, 2005), обоснованно выведенные из состава гетероконтных водорослей (Hibberd, 1976; O'Kelly, 1989; Cavalier-Smith et al., 1995). Поскольку филогенетический анализ, основанный на секвенировании 18S rRNA, еще раз показал близкородственные связи *Chrysophyceae* и *Synurophyceae* (Andersen, Preisig, 2002), некоторые авторы предлагают выделить в составе класса *Chrysophyceae* два подкласса *Chrysophycidae* и *Synurophycidae*, т. е. понизить таксономический ранг *Synurophyceae* (Cavalier-Smith et al., 1995). По нашему мнению, *Synurophyceae* был достаточно обоснованно придан ранг класса (Andersen, 1987, 1989), и объединение хризофитовых и синуровых в качестве классов в составе отдела *Chrysophyta* реально. В этом случае, конечно, теряется стройность классификации гетероконтных водорослей, где за таксономическую единицу принят класс. Однако встает вопрос, достаточно ли обоснованно были разделены и другие отделы водорослей на самостоятельные классы в составе *Heterocontophyta*, например *Bacillariophyta* (Kooistra, Medlin, 1996).

Автор настоящей статьи оценивает золотистые водоросли как самостоятельный отдел *Chrysophyta*, внутри которого классы *Chrysophyceae* и *Synurophyceae* по морфологическим, биохимическим и молекулярно-биологическим данным представляют собой близко родственные систематические группы, имеющие монофилетическое происхождение. Проблемы с систематическим положением классов *Dichtyochophyceae*, *Pelagophyceae, Phaeothamniophyceae* могут быть разрешены по мере совершенствования методических подходов к их изучению.

Таким образом, после серьезной ревизии *Chrysophyceae* и *Synurophyceae* и перемещения «splinter» групп эти классы представляют довольно хорошо определенные таксономические единицы золотистых водорослей.

Филогенетические связи хризофитовых

В конце XIX—начале XX в. стали широко обсуждаться родственные связи водорослей, общими признаками которых были асимметричное устройство жгутиков, отсутствие крахмала и не зеленый цвет клеток (Rostafinski 1882; Klebs, 1892; Lemmermann, 1899; Blackman, 1900; Chodat, 1909; Pascher, 1921).

Впервые понятие «heterocont» было использовано, чтобы отличить разную кинетику жгутиков у некоторых бифлагеллатных протистов. Термин *Heterocontae* был использован A. Luther (1899) для водорослей, которые сейчас входят в классы *Xanthophyceae* и *Rhaphydophyceae.* F. Blackman (1900) впервые предположил, что микроводоросли (хризофиты, динофлагеллаты, диатомеи) и макроводоросли (бурые водоросли) эволюционно родственны.

Предложенный M. Chadefaud (1950) термин Chromophycées для водорослей, отличающихся сходной клеточной организацией (особенно жгутиков), был затем преобразован Bourrelly (1957) в *Chromophyta* (Christensen, 1989). Если первоначально Chromophycées включали в себя динофлагеллаты, криптофитовые и гапто-

фитовые, то впоследствии эти группы были постепенно отделены, и со временем смысл, вкладываемый в понятие хромофитовые, претерпел значительные изменения.

С середины 1970-х годов в результате накопления данных по ультраструктуре клетки главными признаками становятся особенности организации жгутикового аппарата. T. Cavalier-Smith (1978) и C. Van den Hoek (1978) предложили ввести *Heteroconta* и *Heterocontophyta* в качестве таксонов, объединяющих ряд классов водорослей и их бесцветных родственников. Действительно, жгутик — достаточно сложная и стабильная структура и может служить надежным признаком родства (Moestrup, 1982). Однако не все протисты имеют четко выраженный жгутиковый аппарат, поэтому эта структура не может считаться абсолютно гомологичной при филогенетическом анализе (Andersen, 1991, 2004a, b).

В результате ультраструктурных и биохимических исследований постепенно были определены общие для гетероконтов признаки: а) обычно два неравной длины жгутика, на длинном жгутике — трехчастные волоски; б) хлоропласты с тремя тилакоидами и обычно с одной опоясывающей ламеллой; в) митохондрии с трубчатыми кристами; г) запасные углеводы — ламинарин, хризоламинарин; д) хлорофиллы a и c_1-c_3 и главные каротиноиды — фукоксантин или вошериаксантин; е) хлоропластная ДНК в виде кольцеобразного нуклеоида.

Основной таксономической единицей при классификации гетероконтных водорослей становится класс. В настоящее время в состав гетероконтов включены следующие классы: *Coscinodiscophyceae*, *Meridiophyceae*, *Bacillariophyceae*, *Bolidophyceae*, *Chrysomerophyceae*, *Chrysophyceae*, *Dichtyochophyceae*, *Eustigmatophyceae*, *Pelagophyceae*, *Phaeophyceae*, *Phaeothamniophyceae*, *Pingiophyceae*, *Raphidophyceae*, *Schizocladophyceae*, *Synurophyceae*, *Xanthophyceae* (Andersen, 2004b; Medlin, Kaczmarska, 2004).

Филогенетические взаимосвязи у гетероконтов остаются неясными. Попытки кладистического анализа на основе морфологических признаков не были успешными из-за недостатка сведений о гомологичных структурах (Hibberd, 1979; Andersen, 1991). С конца 1980-х годов начался молекулярно-филогенетический анализ гетероконтов, который сразу показал, что они родственны оомицетам (Gundersen et al., 1987), что подтверждало гипотезу о родственных связях фотосинтезирующих и нефотосинтезирующих протистов (Cavalier-Smith, 1986). Однако проблемы, связанные с применением молекулярных критериев в филогенетическом анализе как эукариот в целом, так и группы гетероконтов в частности, все еще существуют. Клетки эукариот содержат три неродственных генома: ядерный, пластидный и митохондриальный, поэтому результаты исследований на молекулярном уровне, выполненные с использованием разных геномов, молекул или генов, нередко получаются противоречивыми (Andersen, 2004b). Молекулярные данные хотя и применяются в комплексе с морфологическими и биохимическими, но порой только для уточнения филогенетических схем, построенных с использованием иных критериев (Масюк, Костиков, 2002). Для точного построения филогенетических схем на основе молекулярно-биологического анализа необходимо провести молекулярное секвенирование значительно большего количества объектов, чем было выполнено ранее (Andersen et al., 1999).

В последнее десятилетие наиболее часто анализируется малая и большая субъединицы рибосомной РНК (SSU rRNA и LSU rRNA). В качестве эволюционных маркеров используются и другие типы рибосомной РНК, а также кодирующие их гены. Результаты секвенирования малой и гена большой субъединиц рибосомной РНК (Sorhannus, 2001; Goertzen, Theriot, 2003) в сочетании с ультраструк-

турными и биохимическими данными показали, что гетероконтные водоросли являются монофилетической группой.

Внутри гетероконтов выявлены четыре двуклассных клада: *Chrysophyceae/Synurophyceae*, *Dichtyophyceae/Pelagophyceae*, *Bolidophyceae/Bacillariophyceae* и *Phaeophyceae/Xanthophyceae*. Однако связь между первыми тремя парами классов слабо выражена (< 50 %). Что касается клада *Phaeophyceae/Xanthophyceae*, то при кладистическом анализе результатов молекулярного секвенирования представителей *Chrysomerophyceae*, *Phaeothamniophyceae* и *Schizocladophyceae* их взаимосвязь ослаблялась или совсем исчезала (Bailey et al., 1998; Kawachi et al., 2002). *Eustigmatophyceae*, *Pingiophyceae* и *Raphidiophyceae* при этом анализе не обнаруживали ясных родственных связей между собой или с другими классами гетероконтов (Potter et al., 1997; Andersen et al., 1998; Kawachi et al., 2002).

Ультраструктурные наблюдения и биохимические данные, а также результаты нуклеотидного и аминокислотного состава сочетанного анализа указывают на родственные связи гетероконтных водорослей с водными грибами (*Oomycetes*) и амебами (Blackwell, Powell, 2000; Moestrup, 2002; Patterson, 2002). Изучение взаимоотношений между фотосинтезирующими и бесцветными гетероконтами имеет долгую историю (Manton et al., 1951; Prinsgeim, 1858; Patterson, 1986). К 1970-м годам поступление многочисленной информации по ультраструктуре клеток различных микроорганизмов способствовало становлению эволюционной протистологии. Водоросли, низшие грибы и простейшие стали рассматриваться в качестве единой группы примитивных эукариот, что вызвало необходимость объединения двух систем — ботанической и зоологической (Карпов, 1990, 2005). Несмотря на то что несоответствия ботанической и зоологической номенклатуры не были преодолены, поспешно стали появляться новые системы эукариот. В течение относительно короткого времени возникают и исчезают многие названия таксонов, появляются новые комплексные группы (Cavalier-Smith, 1986, 1998; Leipe et al., 1994). Все это крайне затрудняет серьезное восприятие новой системы протистов.

В настоящее время в глобальной системе эукариот все гетероконтные водоросли вошли в империю *Chromoalveolata* (Adl et al., 2005). Для группы фотосинтезирующих и бесцветных протистов с трехчастными мастигонемами, в состав которых включены и золотистые водоросли, D. J. Patterson (1986) предложил название без номенклатурного ранга «*Straminopila*». Позднее S. Adl с соавт. (2005) придали таксóномический ранг царства этому термину. Для комплексной группы фотосинтезирующих и бесцветных протистов Cavalier-Smith (1998) ввел термин *Ochrista* (позднее *Ochrophyta*). Еще раньше Cavalier-Smith (1986) заменил название *Chromophycées* и *Chromophyta* на *Chromista*. В дальнейшем фотосинтезирующие страминопилы стали называть *Straminoshromes* (Leipe et al., 1994). Происхождение *Chromoalveolata* определяется геологическим периодом 1.3 млрд. лет (Yoon et al., 2004).

Таким образом, молекулярно-биологические исследования внесли существенные изменения в филогенетический анализ гетероконтных водорослей и показали, что они являются монофилетической группой, в состав которой входят и золотистые водоросли (Andersen, 2004b). Исследование эволюционных взаимоотношений гетероконтов требует значительных усилий, включающих совершенствование методических подходов. Секвенирование генов большего числа видов, а также полное секвенирование геномов позволит устранить большинство несоответствий в реконструкциях филогении золотистых.

Происхождение золотистых водорослей

Кремниевые покровные структуры большой группы золотистых водорослей (*Chrysophyceae* и *Synurophyceae*) являются ценными палеоиндикаторами осадочных пород (Smol, 1995; Siver, 2003). Среди этих структур особое значение имеют чешуйки панциря с видоспецифичной орнаментацией. У некоторых видов чешуйки простые в виде плоской пористой пластинки с ободком. Другие виды имеют более сложную организацию в виде V-образного ребра и вторичных структур (ребер, шипов, папилл и сферического купола). У нескольких видов *Mallomonas* имеются длинные и изогнутые щетинки, которые прикрепляются в передней части чешуек в куполе. Кроме того, все золотистые водоросли производят покоящие стадии — эндогенно формирующиеся кремниевые цисты (стоматоцисты).

Происхождение золотистых водорослей тесно связано с эволюцией гетероконтов (Anderson, 2004b). Ультраструктурные и молекулярные данные дают возможность предположить, что гетероконтные водоросли вместе с водными грибами (*Oomycetes*) являются одной из ветвей протистов, дивергенция которых произошла 300—400 млн лет назад. Именно тогда у будущих гетероконтных водорослей сформировался хлоропласт (первоначально как симбионт), и с тех пор эволюция хромофитных групп ускорилась. Анализ осадочных пород в сочетании с ультраструктурными данными и результатами секвенирования рибосомных генов подтверждают эту гипотезу. Расчеты, выполненные по методике «молекулярных часов», также свидетельствуют, что дивергенция гетероконтных водорослей происходила очень быстро (Medlin et al., 1996).

Самые древние находки гетероконтов (*Phaeophyceae*) имеют возраст приблизительно 200 млн лет. Диатомовые водоросли впервые появляются в отложениях нижне-юрского периода (180—190 млн лет назад; Witkowski, Siemiska, 2000), и к позднему меловому периоду они уже колонизируют пресные водоемы. Что касается золотистых водорослей, то с ними сложилась парадоксальная ситуация, поскольку находки стоматоцист в осадочных породах (нижний мел, 135 млн лет; Harwood, Gersonde, 1990) значительно древнее кремниевых структур (чешуек и щетинок) вегетативных клеток (несколько тысяч лет назад; Whitehead et al., 1989). В результате эволюционная история и время появления золотистых водорослей в пресных водоемах долго оставались неизвестными.

Недавние палеонтологические исследования в северо-западной части Канады (Siver, Wolfe, 2005) на глубине 96 и 128 м, что соответствует возрасту осадочных пород 47 млн лет, выявили кремниевые клеточные структуры 11 видов золотистых водорослей, принадлежащих к четырем основным родам (*Mallomonas*, *Synura*, *Chrysosphaerella* и *Spiniferomonas*). Чешуйки у шести видов не соответствуют современным аналогам, в то время как кремниевые структуры остальных пяти видов идентичны ныне существующим видам. В образце с глубины 128 м у *Mallomonas* чешуйки с куполом и щетинками еще не встречаются, хотя в слое 96 м эти структуры уже обильно представлены, но морфология щетинок заметно отличается от таковой современных видов. Эти наблюдения поддерживают предположение S. Lavau с соавт. (1997) о том, что чешуйки с куполом и щетинками являются более высокоорганизованным типом этих структур у золотистых. Таким образом, кремниевые структуры клеток золотистых водорослей уже сформировались к эпохе среднего эоцена, и происхождение большинства найденных видов уходит в более древние периоды.

Заключение

История изучения золотистых водорослей подразделяется на три периода, приуроченных к разным методам исследований: световой, электронной микроскопии и методам молекулярной биологии. Для ранних классификаций хризофитовых была характерна двойственность номенклатурного подхода — зоологического и ботанического. Концепция таксонов высокого ранга у золотистых водорослей в период световой микроскопии основывалась на учете морфологических признаков вегетативных клеток и талломов, а также их подвижных стадий: количество жгутиков, их длина и положение. ЭМ и молекулярно-биологический анализ обнаружили близкородственные связи *Chrysophyceae* и *Synurophyceae* и привели к серьезной ревизии класса *Chrysophyceae*. После распределения всех «splinter» групп внутри и вне *Heterocontophyta* золотистые водоросли представляют довольно хорошо определенную таксономическую единицу. Последние палеонтологические исследования показали, что кремниевые структуры клеток золотистых водорослей сформировались уже к эпохе среднего эоцена и происхождение большинства найденных видов уходит в более древние периоды. Родственные связи и филогения хризофитовых не могут быть реконструированы только с использованием морфологических методов; наиболее эффективно использование последних в комбинации с молекулярно-биологическими методами. Для выявления эволюционных взаимоотношений золотистых водорослей требуется еще много усилий на основе усовершенствованных методических подходов. Секвенирование генов как можно большего числа видов, а также полное секвенирование геномов позволит устранить большинство несоответствий в реконструкции филогении золотистых.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Виноградова К. Л. Современные классификации зеленых водорослей (*Chlorophyta*) и опыт построения их филогенетической системы // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 12. С. 1600—1608.

Голлербах М. М., Полянский В. И. Пресноводные водоросли и их изучение. М., 1951. 200 с.

Карпов С. А. Система протистов. Омск, 1990. 261 с.

Карпов С. А. Система простейших: история и современность. СПб., 2005. 72 с.

Майр Э. Принципы зоологической систематики. М., 1971. 454 с.

Масюк Н. П., Костиков И. Ю. Современные взгляды на положение водорослей в системе органического мира // Альгология. 2002. Т. 12. № 2. С. 151—182.

Матвиенко А. М. Золотистые водоросли. М., 1954. 188 с.

Матвiенко О. М. Золотистi водоростi — *Chrysophyta*. Кiев, 1965. 367 с.

Adl S. M. L., Simpson A. G. B., Farmer M. A. et al. The new higher lever classification of eukaryotes with emphasis on the taxonomy of protists // J. Eukaryot. Microbiol. 2005. Vol. 52. N 5. P. 399—451.

Agardh C. A. Systema Algarum. Lund, 1824. 312 p.

Andersen R. A. The *Synurophyceae* classis nov., a new class of algae // Amer. J. Bot. 1987. Vol. 74. P. 337—353.

Andersen R. A. The *Synurophyceae* and their relationship to other golden algae // Beih. Nov. Hedw. 1989. Vol. 95. P. 1—26.

Andersen R. A. The cytoskeleton of chromophyte algae // Protoplasma. 1991. Vol. 164. P. 143—159.

Andersen R. A. A historical review of heterocont phylogeny // Japan. J. Phycol. 2004a. Suppl. 52. P. 153—162.

Andersen R. A. Biology and systematics of heterocont and haptophyte algae // Amer. J. Bot. 2004b. Vol. 91. N 10. P. 1508—1522.

Andersen R. A., Potter D., Bidigare R. R. et al. // Characterization and phylogenetic position of the enigmatic golden alga *Phaeothamnion confervicola*: ultrastructure, pigment composition and partial SSU rDNA sequence // J. Phycol. 1998. Vol. 34. P. 286—298.

Andersen R. A., Preisig H. Class *Synurophyceae* / Ed. by J. J. Lee, G. F. Leedale, P. Bradbury. An illustrated guide to *Protozoa*. Lawrence, 2002. Vol. 2. P. 759—775.

Andersen R. A., Saunders G. W., Paskind M. P., Sexton J. P. // Ultrastructure and 18S rRNA gene sequence for *Pelagomonas calciolata* gen. et sp. nov. and the description of a new algal class, the *Pelagophyceae* classis nov. // J. Phycol. 1993. Vol. 29. P. 701—715.

Andersen R. A., Van de Peer, Potter D. et al. // Phylogenetic analysis of the SSU rRNA from members of the Chrysophyceae // Protist. 1999. Vol. 150. P. 71—84.

Bailey J. C., Bidigare R. R., Christensen S. J., Kristiansen J. Phaeothamniophyceae classis nova: a new lineage of chromophytes based upon photosynthetic pigments, *rbcL* sequence analysis and ultrastructure // Protist. 1998. Vol. 149. P. 245—263.

Blackman F. F. The primitive algae and the flagellata. An account of modern work bearing on the evolution of the algae // Ann. Bot. 1900. Vol. 14. P. 647—688.

Blackwell W. H., Powell M. J. A review of group filiation of stramenopiles, additional approaches to the question // Evol. Theor. 2000. Vol. 12. P. 49—88.

Bourrelly P. Recherches sur les Chrysophycées. Morphologe, phylogenie, systematique // Rev. Algol. Mem. 1957. Ser. 1. P. 1—412.

Bourrelly P. La classification des Chrysophycées: ses problèmes // Rev. Algol. 1965. N 9. P. 56—60.

Bourrelly P. Les Algues d'Eau Douce. II. Les Algues jaunes et brunes. Paris, 1968. 438 p.

Bourrelly P. Les Algues d'Eau Douce. II. Les Algues jaunes et brunes. Paris, 1981. 571 p.

Cavalier-Smith T. The evolutionary origin and phylogeny of microtubules, mitotic spindles and eukaryote flagella // Biosystems. 1978. Vol. 10. P. 93—114.

Cavalier-Smith T. The kingdom *Chromista*: origin and systematics // Progr. Phycol. Research. 1986. Vol. 4. C. 309—347.

Cavalier-Smith T. A revised six-kingdom system of life // Biol. Rev. Cambr. Phil. Soc. 1998. Vol. 7. P. 203—266.

Cavalier-Smith T., Chao E. E., Allsop T. E. P. Ribosomal RNA evidence for chloroplast loss within *Heterokonta*: pedinellid relationships and a revised classification of ochristan algae // Arch. Protistenk. 1995. Vol. 145. P. 209—220.

Chadefaud M. Les cellules nageuses des Algues dans l'embranchement des Chromophycées // C. R. Acad. Sci. 1950. Vol. 231. P. 788—790.

Chodat R. Étude critique et expérimentale sur le polymorphisme des algues. Geneva, 1909. 165 p.

Christinsen T. Systematisk Botanik, Alger // Botanik. 1962. Bd 2. N 2. 178 S.

Christensen T. The *Chromophyta*, past and present // The chromophyte algae: problems and perspectives. Oxford, 1989. N 38. P. 1—12.

Chrysophyte algae. Distribution, phylogeny and development / Ed. by C. D. Sandgren, J. P. Smol, J. Kristiansen. Cambridge, 1995. 399 p.

Cienkowski L. Ueber Palmellaceen und einige Flagellaten // Arch. Mikrosk. Anat. 1870. Vol. 6. S. 205—281.

Conrad W. Revision du genre *Mallomonas* Perty (1852) incl. *Pseudo-Mallomonas* Chodat (1920) // Mém. Mus. R. Hist. Nat. Belg. 1933. N 56. P. 1—82.

Copeland H. F. The classification of lower organisms. Palo Alto, Calif., 1956. 302 p.

Ehrenberg C. G. Die Infusionthierchen als vollkomene Organismen. I—II. Leipzig, 1838. 64 S.

Encyclopedia of chrysophyte genera / Ed. by J. Kristiansen, H. Preisig. Bibl. Phycol. 2002. Vol. 90. 260 p.

Fritsch F. E. Chrysophyta / Ed. by G. M. Smith. Manual of Phycology. Waltham; Mass, 1951. P. 83—104.

Goertzen L. R., Theriot E. C. Effect of taxon sampling, character weighting, and combined data on the interpretation of relationships among the heterocont algae // J. Phycol. 2003. Vol. 39. P. 423—439.

Gundersen J. H., Elwood H., Ingold A. et al. Phylogenetic relationships between Chlorophytes, Chrysophytes and Öomycetes // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 1987. N 84. P. 5823—5827.

Harwood D. M., Gersonale R. Lower cretaceous diatoms from ODP Leg 113 Site 693 (Wendell Sea). Part 2: Resting spores, Chrysophycean cysts, and endoskeletal dinophlagellates, and notes on the origin of diatoms // Proc. Ocean Dril. Program, Science Results, Leg 113. USA, TX. 1990. P. 403—426.

Hibberd D. J. The ultrastructure and taxonomy of the *Chrysophyceae* and *Prymnesiophyceae* (*Haptophyceae*): a survey with some new observations on the ultrastructure of the *Chrysophyceae* // Bot. J. Linn. Soc. 1976. N 72. P. 55—80.

Hibberd D. J. The structure and phylogenetic significance of flagellar transition region in the chlorophyll c-containing algae // Biosystems. 1979. Vol. 11. P. 243—261.

Hibberd D. J. Ultrastructure of the *Chrysophyceae*: phylogenetic implications and taxonomy / Ed. by J. Kristiansen, R. A. Andersen. Chrysophyte algae: Aspects and Problems. Cambridge, 1986. P. 23—36.

Hollande A. Classe des *Chrysomonadines* / Ed. by P. Grassé. Traitè de Zoologie. 1952. N 1. P. 451—570.

Huber-Pestalozzi G. Chrysophyceae, Farblose Flagellaten, Heterokonta // Das Phytoplankton des Süsswassers. 1941. Vol. 2(1). S. 1—365.

Kawachi M., Inouye I., Honda D. et al. The *Pinguiophyceae* classis nova, a new class of chromophyte algae whose members produce large amount of omega-3 fatty acids // Phycol. Res. 2002. N 50. P. 31—47.
Klebs G. Flagellatenstudien. I—II. // Z. Wiss. Zool. 1892. N 55. S. 265—445.
Kooistra W. H. C. F., Medlin L. Evolution of the Diatoms (*Bacillariophyta*). IV. A reconstruction of their age from small subunit rRNA coding regions and the fossil record // Mol. Phylogen. Evol. 1996. Vol. 6. N 6. P. 391—407.
Korshikov A. A. Studies on the chrysomonads // Arch. Protistenk. 1929. Vol. 67. N 2/3. P. 253—290.
Krieger W. Untersuchungen über Plankton-Chrysomonaden // Bot. Arch. 1930. Vol. 29. S. 258—329.
Kristiansen J. The ultrastructural basis of chrysophyte systematics and phylogeny // CRC Crit. Rev. Plant Sci. 1986. Vol. 4. P. 149—211.
Kristiansen J. Phyllum Chrysophyta / Ed. by L. Margulis, J. Corliss, J. Melkonian, D. J. Chapmann. Handbook of Protoctista. Boston, 1990. P. 438—453.
Kristiansen J. History of chrysophyte research / Ed. by C. D. Sandgren, J. P. Smol, J. Kristiansen. Chrysophyte algae. Distribution, phylogeny, and development. Cambridge, 1995. P. 1—22.
Kristiansen J. Golden algae. A biology of chrysophytes. Koenigstein, 2005. 167 p.
Lavau S., Saunders G. W., Wetherbee R. A phylogenetic analysis of the *Synurophyceae* using molecular data and scale case morphology // J. Phycol. 1997. Vol. 33. P. 135—151.
Lemmermann E. Das Phytoplankton sächsischer Teiche // Forschungsberichte aus der Biologischen Station zu Plön. 1899. N 7. S. 96—135.
Leipe D. D., Wainright P. O., Gunderson J. H. et al. The stramenopiles from a molecular perspective: 16S-like rRNA sequences from *Labyrinthuloides minuta* and *Cafeteria roenbergensis* // Phycologia. 1994. Vol. 33. P. 369—377.
Luther A. Über *Chlorosaccus* eine neue Gattung der Süsswasseralgen // Beih Kongl. Svenska Vetensk. Academ. Handl. 1899. Vol. 24. S. 1—22.
Manton I., Clark B., Greenwood A. D. Observations with the electron microscope on a species of *Saprolegnia* // J. Exp. Bot. 1951. P. 321—331.
Medlin L. K., Gersonale R., Kooistra W. H. C. F., Wellbrock U. Evolution of the diatoms (*Bacillariophyta*). II. Nuclear-encoded small-subunit rRNA sequence comparisons confirm a paraletic origin for centric diatoms // Mol. Biol. Evol. 1996. Vol. 13. P. 67—75.
Medlin L., Kaczmarska I. Evolution of the diatoms: V. Morphological and cytological support for the major clades and a taxonomic revision // Phycologia. 2004. Vol. 43. N 3. P. 245—270.
Moestrup Ø. Flagellar structure in algae: a review, with new observations particularly on the *Chrysophyceae*, *Phaeophyceae* (*Fucophyceae*), *Euglenophyceae* and *Recretia* // Phycologia. 1982. Vol. 21. P. 427—528.
Moestrup Ø. Current status of chrysophyte «splinter groups»: synurophytes, pedinellids, silicoflagellates / Ed. by C. D. Sandgren, J. P. Smol, J. Kristiansen. Chrysophyte algae. Distribution, phylogeny and development. Cambridge, 1995. P. 75—91.
Moestrup Ø. Order *Bicosoecida* / Ed. by J. J. Lee, G. F. Leedale, P. Bradbury. An illustrated guide to *Protozoa*. Lawrence, 2002. Vol. 2. P. 690—693.
Moestrup Ø., Andersen R. A. Organization of heterotrophic heteroconts / Ed. by D. J. Patterson, J. Larsen. The biology of free-living heterotrophic flagellates. Oxford, 1991. Vol. 45. P. 333—360.
Müller O. F. Animalcula linfusoria fluviatilia et marina. Copenhagen, 1786. 376 p.
O'Kelly C. J. The evolutionary origin of the brown algae: information from studies of motile cell structure / Ed. by C. Green, B. S. C. Leadbeater, W. L. Diver. The Chromophyte algae: problems and perspectives. Oxford, 1989. Vol. 38. P. 255—278.
Parke M., Manton I., Clarke B. Studies on marine flagellates. II. Three new species of *Chrysochromulina* // J. Mar. Biol. Assoc. UK. 1955. Vol. 34. P. 579—609.
Parke M., Manton I., Clarke B. Studies on marine flagellates. II. Three further species of *Chrysochromulina* // J. Mar. Biol. Assoc. UK. 1956. Vol. 35. P. 387—414.
Pascher A. Chrysomonaden aus dem Hirschberger Grossteich // Int. Rev. Ges. Hydrobiol. Hydrogr. Monogr. Abh. 1910. Vol. 1. S. 1—66.
Pascher A. Über Rhizopoden und Palmellastadien bei Flagellaten (Chrysomonaden), nebst einem Übersicht über die braunen Flagellaten // Arch. Protistenk. 1912. Vol. 25. P. 153—200.
Pascher A. Chrysomonadinae / Ed. by A. Pascher. Süsswasserflora Duetschlands, Österreichs u. d. Schweiz. 1913. Vol. 2. S. 7—95.
Pascher A. Über Flagellaten und Algen // Ber. Dtsch. Bot. Ges. 1914. Vol. 34. S. 136—160.
Pascher A. Über die übereinstimmung zwischenden Diatomeen, Heteroconten und Chrysomonaden // Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1921. Vol. 42. S. 236—248.
Pascher A. Systematische Übersicht über die mit Flagellaten in Zusammenhang stehenden Algenreihen und Versuch einer Einreihang dieser Algenstämme in die Stämme des Pflanzenreiches. // Beih. Bot. Centralbl. 1931. Vol. 48. N 2. S. 317—332.

Patterson D. J. The actinophrid heliozoan (*Sarcodina, Actinopoda*) as chromophytes / Ed. by J. Kristiansen, R. A. Andersen. Chrysophytes. Aspects and problems. Cambridge, 1986. P. 49—67.

Patterson D. J. Residual heterotrophic stramenopiles / Ed. by J. J. Lee, G. F. Leedale, P. Bradbury. An illustrated guide to *Protozoa* // Lawrence. 2002. Vol. 2. P. 751—754.

Petersen J. B. Om *Synura uvella* Stein og nogle andre Chrysomonadiner // Vid. Medd. Dansk Naturalist. 1918. Vol. 60. P. 345—357.

Perty M. Zur Kennetnis kleinster Lebensformen. Bern, 1852. 228 S.

Potter D., Saunders G. W., Andersen R. A. Phylogenetic relationships of the *Raphydophyceae* and *Xanthophyceae* as inferred from nucleotide sequences of the 18S rRNA gene // Amer. J. Bot. 1997. Vol. 84. P. 966—972.

Preisig H. A modern concept of chrysophyte classification / Ed. by C. D. Sandgren, J. P. Smol, J. Kristiansen. Chrysophyte algae. Distribution, phylogeny and development. Cambridge, 1995. P. 46—74.

Prinsgeim N. Beiträge zur Morphologie und Systematic der Algen. II. Die Saprolegneen // Jahrubuch für wissenschaftliche Botanik. Berlin, 1858. Vol. 1. S. 284—306.

Rostafinski I. L'*Hydrurus* et ses affinítés // Ann. Sci. Nat. Bot. 1882. Vol. 6. N 14. P. 1—25.

Saunders G. W., Potter D., Andersen R. A. Phylogenetic affinities of the *Sarcinochrysidales* and *Chrysomeridales* (*Heterokonta*) based on analyses of molecular and combined data // J. Phycol. 1997. Vol. 33. P. 310—318.

Saunders G. W., Potter D., Paskind M. P., Andersen R. A. Cladistic analyses of combined traditional and molecular data set reveal an algal lineage // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 1995. Vol. 92. P. 244—248.

Senn G. Flagellata / Ed. by A. Engler, K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien. I. Leipzig, 1900. S. 93—102.

Silva P. C. Names of classes and families of living algae // Regnum Vegetabile.1980. Vol. 103. P. 1—156.

Siver P. A. The *Synurophyceae* / Ed. by J. D. Wehr, R. G. Sheath. Freshwater algae of North America. New York, 2003. P. 523—558.

Siver P. A., Wolfe A. P. Eocene scaled chrysophytes with pronounced modern affinities // Int. J. Plant Sci. 2005. Vol. 166. N 3. P. 533—536.

Skuja H. Taxonomie des Phytoplanktons einiger Seen in Uppland, Sweden // Symb. Bot. Upsal. Upsala, 1948. Vol. 9. N 3. 399 p.

Skuja H. Grundzüge der Algenflora und Algenvegetation der Fjeldgegenden um Abisko in Schwedisch-Lappland // Nov. Act. Reg. Soc. Sci. Upsal. 1964. Vol. 4. N 18(3). S. 1—465.

Smol J. P. Application of chrysophytes to problems in paleoecology / Ed. by C. D. Sandgren, J. P. Smol, J. Kristiansen. Chrysophyte algae. Distribution, phylogeny and development. Cambridge, 1995. P. 232—250.

Sorhannus U. A «total evidence» analysis of the phylogenetic relationships among the photosynthetic stramenopiles // Cladistics. 2001. Vol. 17. P. 227—241.

Starmach K. Chrysophyceae und *Haptophyceae* / Ed. by H. Ettl, J. Gerloff, H. Heynig, D. Mollenhauer. Süsswasserflora von Mitteleuropa. Vol. 1. Stuttgart, 1985. 515 S.

Stein F. Der Organismus der Infusionsthiere III: Der Organismus der Flagellaten I. Leipzig, 1878. 150 S.

Van den Hoek C. Algen. Stuttgart, 1978. 150 S.

Whitehead D. R., Charlès D. F., Jackson S. T., Smol J. P., Engstrom D. R. The development history of Adirondack (N.Y.) lakes // J. Paleolimnol. 1989. Vol. 29. P. 179—197.

Witkowski A., Siemiska J. The origin and early evolution of the diatoms: fossil, molecular and biogeographical approaches. Warsaw, 2000. 160 p.

Yoon H. S., Hackett J. D., Cinigilia C. et al. A molecular timeline for the origin of photosynthetic eukaryotes // Mol. Biol. Evol. 2004. Vol. 21. P. 809—818.

SUMMARY

Chrysophyte studies history can be subdivided into three periods connected with the use of available techniques: light and electron microscopy (LM and EM), and molecular biochemical studies. The dualism of nomenclature approaches (zoological and botanical) was typical for earlier chrysophyte classifications. For LM period, the concept of higher rank taxa was based on the combination of morphological characters of vegetative cells and thalli, and mobile stages, including flagella number, length and position. EM studies and molecular biological analyses revealed a close relationship between *Chrysophyceae* and *Synurophyceae*, and led to a significant revision of *Chrysophyceae*. Now after shifts of all

«splinter» groups within and outside *Heterocontophyta*, the chrysophyte constitute a rather well defined unit. Recent paleonthological studies prove that the silica cell structure of chrysophycean algae had been well established by the Middle Eocene, and the origin of most of the found species was associated with more ancient periods. It is now evident that the relationships and phylogeny can be studied by means of combined molecular studies and morphological methods, not by the latters only. The reconstruction of true evolutional relationships of chrysophycean algae still require significant efforts including the use of new methodical approaches. Sequences of genes in a wide range of species and the complete sequencing of genomes are necessary for a better understanding of evolutionary relationships of the chrysophytes.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.4

© К. З. Гамбург

АНОМАЛИИ ФИЛЛОТАКСИСА У РАСТЕНИЙ С СУПРОТИВНЫМ РАСПОЛОЖЕНИЕМ ЛИСТЬЕВ

K. Z. GAMBURG. ABNORMALITIES OF THE PHYLLOTAXIS IN PLANTS WITH DECUSSATE LEAF ARRANGEMENT

Сибирский институт физиологии и биохимии растений Сибирского отделения РАН
664033 Иркутск, ул. Лермонтова, 132
Факс (3952) 51-07-54
E-mail: gamburg@sifibr.irk.ru
Поступила 02.04.2007

Пазушные побеги с тремя листьями в узле вместо двух изредка появляютя при клональном микроразмножении топинамбура, гвоздики и фуксии. Апикальные отрезки этих побегов продолжают образование узлов с тремя листьями на протяжении более двух лет. Полевые растения, полученные из этих побегов, сохраняют такое же расположение листьев как и пробирочные растеньица. Пазушные побеги этих растений как в пробирке, так и в поле имеют по два листа в узле. У растений, растущих в природных условиях (топинамбур, сирень, жимолость татарская, жимолость съедобная, клен татарский, оливковое дерево), также возникают трехлистные побеги на нижней части стволов, среди корневых отпрысков и поросли на пнях старых деревьев. Обсуждаются возможные причины такого изменения закладки листьев в связи с локальным распределением фитогормонов в апикальной меристеме.

Ключевые слова: лист, филлотаксис, аномалии, *Acer tataricum*, *Dianthus cariophillum*, *Fuchsia hybrida*, *Helianthus tuberosus*, *Lonicera edulis*, *L. tatarica*, *Oleum europeum*, *Syringa vulgaris*.

Листья растений располагаются на стебле главным образом двумя способами: 1) спиральный с одним листом в узле, 2) мутовчатый с несколькими листьями в узле; в большинстве случаев имеется два листа, расположенных супротивно. Способ расположения листьев является характерным для каждого вида растений. Однако в онтогенезе могут происходить его изменения под влиянием среды, экспериментальных процедур или благодаря мутациям. Например, спиральное расположение листьев у плюща (*Hedera helix* L.) в ювенильной фазе сменяется супротивным во взрослой фазе, тогда как у кипрея (*Epilobium hirsutum* L.) переход к генеративной фазе сопровождается сменой супротивного листорасположения на спиральное. При обработке плюща гибберелловой кислотой происходила замена спирального филлотаксиса на супротивный (Mark, Hackett, 1992). У кипрея филлотаксис изменялся под влиянием антиауксина (4-хлорфеноксиизомасляная кислота) и ингибитора транспорта ауксина (1-нафтилфталаминовая кислота) (Meicenheimer, 1981). Были обнаружены мутантные растения кукурузы с супротивно-крестообразным расположением последовательных пар листьев (Greyson, Walden, 1972). У этих растений было в 2 раза больше листьев и на 20 % больше листовая поверхность, но ширина листьев была на 30—40 % меньше. При каждом узле образовывалось по 2 початка вместо одного. Предполагалось, что эти растения потенциально более урожайны. Все это свидетельствует о возможности изменения филлотаксиса во время

развития растений под влиянием обработок регуляторами роста и в результате мутаций.

При клональном микроразмножении топинамбура (Gamburg et al., 1999) мы впервые столкнулись с появлением растений, имеющих отклонение в характере расположения листьев. Это отклонение состояло в том, что у некоторых минирастений при каждом узле находилось по 3 листа вместо обычных 2. Дальнейшие наблюдения показали, что это имеет место не только у топинамбура, но и у других растений с супротивным расположением листьев. Результаты изучения этого явления представлены в настоящей работе.

Материал и методика

Клональное микроразмножение топинамбура проводили, как описано в нашей предыдущей работе (Gamburg et al., 1999). Суть его состояла в том, что апикальные отрезки и нижерасположенные участки стебля микрорастений с одним узлом и одной парой листьев высаживали в пробирки 20 × 200 мм с 8—10 мл агаровой питательной среды, содержащей соли, сахарозу, тиамин и ИУК 0.5—1 мг/л. Черенкование и пересадку повторяли каждый месяц. К концу каждого месяца растения достигали длины 15—16 см и укоренялись. Сходным образом проводилось клональное микроразмножение ремонтантной гвоздики. Микроразмножение фуксии проводилось в пластиковых сосудах «Phytacon» фирмы Sigma с 60 мл питательной среды, содержащей бензиладенин (БА) 0.4 мг/л и НУК 0.02 мг/л. Размножение на этой среде происходило за счет пробуждения пазушных почек и роста побегов на них.

Для получения полевых растений укорененные растеньица с 2 или 3 листьями в узле высаживали в горшки диаметром 20 см, заполненные торфом с минеральными удобрениями, и выращивали в теплице в течение одного месяца. Затем растения высаживали в поле и продолжали выращивание.

Поиск побегов с 2 листьями в узле проводился на дачных участках и производственных посадках вокруг Иркутска, а также в зеленых насаждениях Академгородка и на улицах Иркутска. Трехлистные побеги маслины европейской были найдены в Израиле недалеко от Иерусалима.

Результаты исследования

При клональном микроразмножении топинамбура на протяжении трех лет было зарегистрировано 7 случаев появления побегов с 3 листьями в узле. Появление трехлистных побегов наблюдалось также при клональном микроразмножении ремонтантной гвоздики и фуксии (табл. I, *1*, *2*). Апикальные отрезки этих побегов топинамбура продолжали продуцировать по 3 листа в узле на протяжении двух и более лет при ежемесячной отсадке апексов на свежую среду. За это время каждый апекс произвел около 100—120 узлов с 3 листьями. При отсадке нижележащих микрочеренков регенеранты из пазушных почек восстанавливали обычное супротивное расположение листьев.

Полевые растения топинамбура, выращенные из трехлистных апексов, также имели по 3 листа в узлах (табл. I, *3*). Как видно на фотографии, последовательные трехлистные мутовки (табл. I, *3А*) повернуты по отношению друг к другу на 60°, тогда как у растений с 2 листьями в мутовке (табл. I, *3Б*) — примерно на 90°. Из пазух всех 3 листьев полевого растения прорастали боковые ветви с 2 листьями в узле

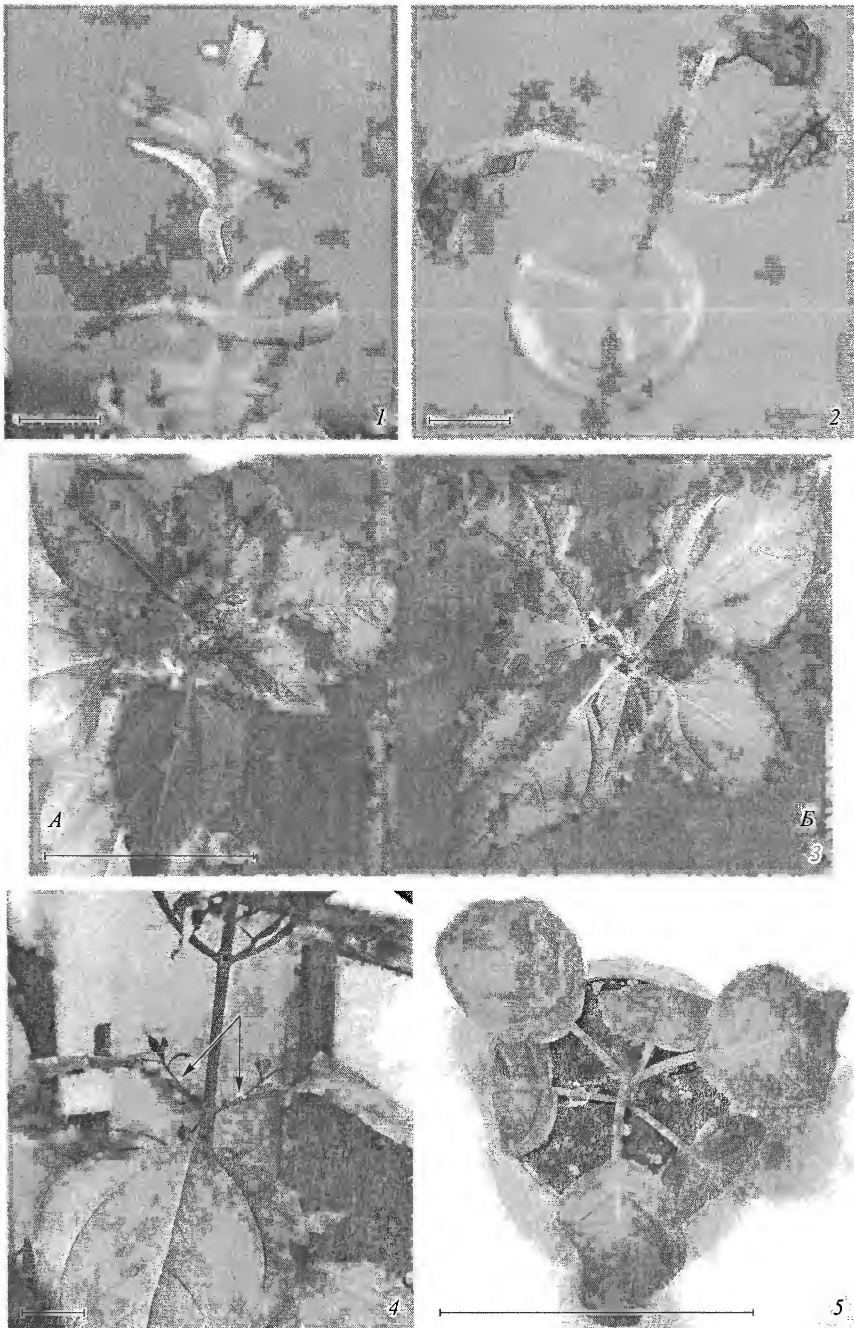


Таблица I.

1 — трехлистные растеньица гвоздики, возникшие на начальных этапах клонального микроразмножения. Верхушки удалены для лучшей видимости трехлистных мутовок и использованы для продолжения культуры трехлистных растений; *2* — трехлистные растеньица фуксии, возникшие на начальных этапах клонального микроразмножения. Верхушки удалены для лучшей видимости трехлистных мутовок и использованы для продолжения культуры трехлистных растений; *3* — растения топинамбура, выросшие в поле из трехлистного (*А*) и двулистного (*Б*) пробирочных растений; *4* — пробуждение двулистных побегов (указано стрелкой) из пазушных меристем трехлистного растения топинамбура; *5* — горшечное растение фуксии гибридной, выращенное из трехлистной верхушки пробирочного растения. Масштабная линейка: *1*, *2* — 1 см.

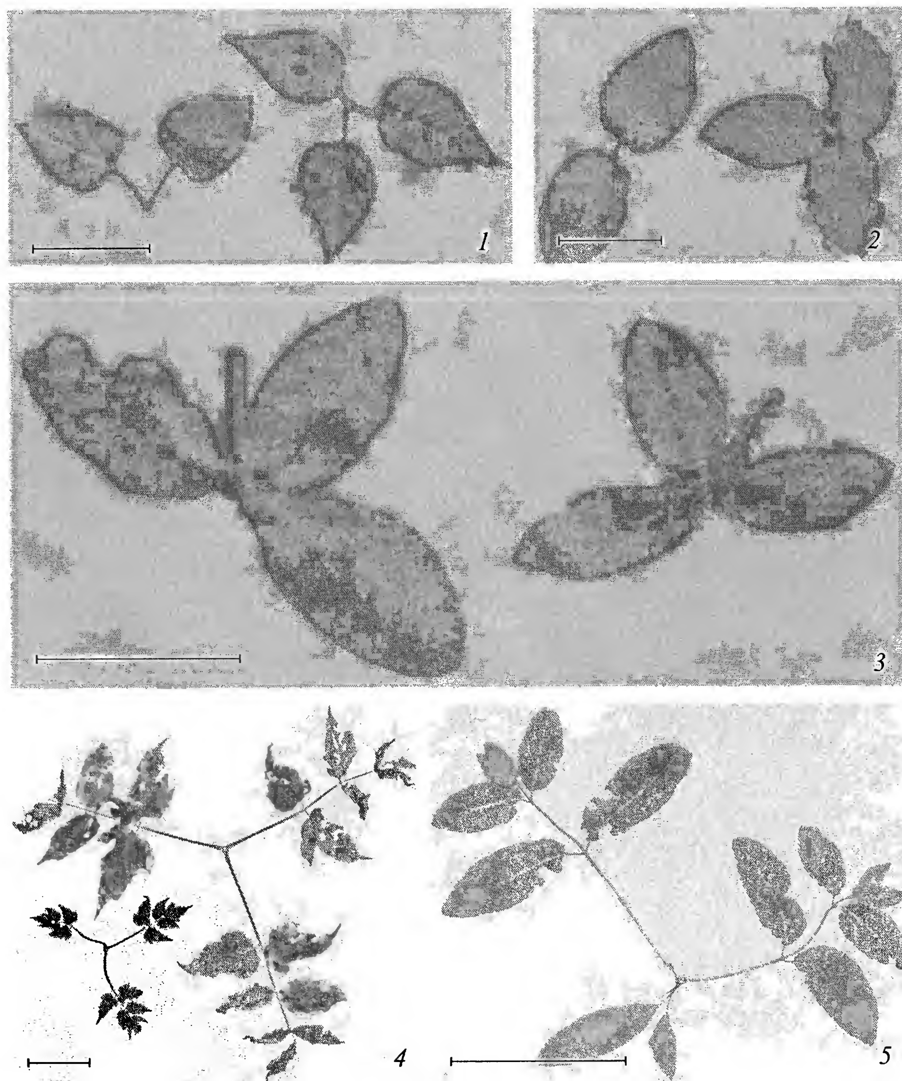


Таблица II.

1 — узлы с листьями, срезанные с двулистных и трехлистных побегов сирени обыкновенной; *2* — узлы с листьями, срезанные с двулистных и трехлистных побегов жимолости татарской; *3* — узлы с листьями, срезанные с двулистных и трехлистных побегов жимолости съедобной; *4* — узлы с листьями, срезанные с трехлистных побегов клена татарского; *5* — двулистные пазушные побеги жимолости татарской у трехлистного стебля (листья трехлистного побега первого порядка удалены). Масштабная линейка: *1*—*5* — 5 см.

(табл. I, *4*). Просмотр растений топинамбура, растущих на полях и дачных участках, позволил обнаружить изредка и у них боковые побеги с 3 листьями в мутовке. Эти побеги возникали из нижних пазушных почек. Сходным образом было получено горшечное растение фуксии из верхушки трехлистного пробирочного растения (табл. I, *5*).

Побеги с 3 листьями в узле неоднократно обнаруживались у корневых отпрысков сирени (*Syringa vulgaris* L.), молодой поросли на старых стеблях и пнях жимолости татарской (*Lonicera tatarica* L.) и съедобной (*L. edulis* Turcz. ex Freyn.), а также клена татарского (*Acer tataricum* L.) (табл. II, *1—4*). В поросли, возникшей на одном из старых стеблей жимолости татарской, насчитывалось 18 побегов, среди которых 3 побега имели по 3 листа в узле, а на стволе очень старого дерева клена татарского было найдено 5 побегов с 3 листьями в узле и 28 побегов с обычным расположением листьев. Боковые ветви на побегах с 3 листьями в узле жимолости татарской (табл. II, *5*) и клена татарского возвращались к нормальному супротивному расположению листьев. Побеги с 3 листьями в узле были обнаружены в поросли на стволе старого дерева маслины европейской (*Olea europea* L.). Интересно, что при клональном микроразмножении маслины среди регенерантов изредка встречались сомаклоны с 3 листьями в узле вместо обычных 2 (Cañas, Benbadis, 1988). Возле взрослых кустов сирени и деревьев клена татарского обычно имеется много сеянцев, возникших из опавших семян. Среди этих сеянцев ни разу не были обнаружены растения с 3 листьями в узле.

Обсуждение

Таким образом, отклонения в филлотаксисе, состоящие в появлении трехлистных стеблей и ветвей у растений с супротивным расположением листьев, имеют место не только при клональном микроразмножении топинамбура, фуксии и гвоздики, но и у растений разных семейств и видов, произрастающих в естественных условиях. Общими характеристиками этого отклонения можно считать: 1) все узлы уклоняющихся растений имели по 3 листа; 2) отклонение появлялось у побегов, возникающих из пазушных (а может быть и адвентивных) меристем состарившихся частей растений; 3) пазушные меристемы трехлистных побегов восстанавливали супротивное расположение листьев.

В отличие от мутаций наблюдаемое нами изменение филлотаксиса вегетативно не наследуется, так как побеги из пазушных почек трехлистных растений восстанавливали супротивное расположение листьев. Отсюда следует, что трехлистные растения не могут быть размножены вегетативным способом с помощью черенкования и их количество может быть увеличено только путем отбора и накопления появляющихся случайных отклонений.

Интересно, что у некоторых растений 3 листа в мутовке являются видовой характеристикой, т. е. возникли в ходе эволюции этих видов и закрепились наследственно. К таким растениям можно отнести олеандр (*Nerium oleander* L.) и фуксию трехлистную (*Fuchsia triphylla* L.). Однако у растений этих видов наряду с трехлистными формами имеются и формы с супротивным расположением листьев (Сааков, 1983).

Для объяснения явления филлотаксиса предложено несколько теорий (Green, 1980; Jesuthasan, Green, 1989; Schwabe, 1984; Steeves, Sussex, 1989). Предполагается, что место закладки листового зачатка в конусе нарастания меристемы определяется акропетальным влиянием недавно образовавшихся листовых зачатков. Счи-

тается, что это влияние является ингибирующим и новый листовой зачаток возникает в зоне наименьшего ингибирования. При спиральном расположении листьев место заложения нового зачатка определяется влиянием двух ранее заложенных зачатков (Mark, Hackett, 1992). В результате этого влияния каждый последующий лист закладывается под углом около 140° к предыдущему. Возможно, что в ингибировании закладки листового зачатка в конусе нарастания участвуют не только 2 предыдущих зачатка, но и другие ранее заложенные. Это приводит к образованию полной меридиональной зоны угнетения (360°). При супротивном расположении на закладку следующей пары листовых зачатков оказывает влияние только предыдущая пара, так что новая пара располагается под прямым углом к предыдущей (Jesuthasan, Green, 1989).

Вероятно, при смене спирального расположения листьев на супротивное меридиональная зона угнетения уменьшается до 180°, а при образовании трехлистной мутовки вместо двулистной она сокращается до 120°. В нашем случае это сокращение происходит, по-видимому, в результате очень долгого нахождения пазушных меристем в покое из-за доминирования апикальной меристемы или при образовании адвентивной меристемы из старых паренхимных клеток. Когда такая трехлистная мутовка возникает, она оказывает влияние на закладку следующей мутовки. Таким образом, возникшее в данной меристеме изменение сохраняется в ней автоматически, но не передается в пазушные меристемы.

Природа угнетающего действия предыдущих листовых зачатков на закладку последующих пока неясна. Предполагается, что из зачатков выделяются ингибиторы деления клеток туники либо они поглощают стимуляторы деления, сокращая их доступность для образования новых зачатков. Наиболее вероятными биохимическими агентами, влияющими на характер филлотаксиса, являются фитогормоны. Это подтверждается работами, в которых установлено его изменение под влиянием регуляторов роста. Нанесение ланолиновой пасты с N-нафтилфталамовой кислотой (ингибитор транспорта ауксина) на один из супротивных листовых зачатков кипрея стимулировали его рост, тогда как нанесение антиауксина (4-хлорфеноксиизомасляная кислота) угнетало его (Meicenheimer, 1981). В обоих случаях супротивный филлотаксис сменялся спиральным. Изменение филлотаксиса плюща под влиянием обработки апекса гиббереллином происходило в обратном направлении: спиральное расположение листьев сменялось супротивным (Mark, Hackett, 1992). Наиболее впечатляющий пример влияния фитогормонов на закладку листьев приведен в работе Strabala et al. (1996). Было показано, что увеличение содержания цитокинина у трансгенного табака под влиянием встроенного *ipt*-гена совместно с обработкой ингибитором транспорта ауксина приводило в меристеме к образованию блюдцеподобных структур вместо обычных листовых зачатков. Можно предполагать, что в этом случае происходило полное исчезновение угнетения деления клеток туники по всему меридиану меристемы.

Представляет интерес дальнейшее изучение факторов, влияющих на изменение филлотаксиса и, в частности на изменение числа закладывающихся листьев в мутовке.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Сааков С. Г. Оранжерейные и комнатные растения и уход за ними. Л., 1983. 621 с.

Cañas L. A., Benbadis A. In vitro plant regeneration from cotyledon fragments of the olive tree (*Olea europea* L.) // Plant Science. 1988. Vol. 54. N 1. P. 65—74.

Gamburg K. Z., Vysotskaya E. F., Gamanets L. V. Microtuber formation in micropropagated Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus*) // Plant Cell, Tissue and Organ Culture. 1999. Vol. 55. P. 115—118.

Green P. B. Organogenesis — a biophysical view // Annu. Rev. Plant Physiol. 1980. Vol. 31. P. 51—82.
Greyson R. I., Walden D. B. The ABPHYL syndrome in *Zea mays*. I. Arrangement, number and size of leaves // Amer. J. Bot. 1972. Vol. 59. P. 466—472.
Jesuthasan S., Green P. B. On the mechanism of decussate phyllotaxis: Biophysical studies on the tunica layer of *Vinca minor* // Amer. J. Bot. 1989. Vol. 76. P. 1152—1166.
Mark J., Hackett W. P. Changes in the pattern of cell arrangement at the surface of the shoot apical meristem in *Hedera helis* L. following gibberellin treatment // Planta. 1992. Vol. 186. P. 503—510.
Meicenheimer R. D. Changes in *Epilobium* phyllotaxy induced by N-1-naphthylphthalamic acid and α-4-chlorophenoxyisobutyric acid // Amer. J. Bot. 1981. Vol. 68. P. 1139—1154.
Schwabe W. W. Phyllotaxis // Positional Control of Plant Development / P. W. Barlow, D. J. Carr (eds). Cambridge, 1984. P. 403—440.
Steeves T. A., Sussex I. M. Organogenesis in the shoot: leaf origin and position // Patterns in Plant Development / T. A. Steeves, I. M. Sussex (eds). Cambridge, 1989. P. 100—123.
Strabala T. J., Wu Y. H., Li Y. Combined effects of auxin transport inhibitors and cytokinin: Alteration of organ development in tobacco // Plant Cell Physiol. 1996. Vol. 37. P. 1177—1182.

SUMMARY

Shoots with three leaves at the nodes instead of usual two ones were observed in micropropagated Jerusalem artichoke, carnation and fuchsia. Apical segments of these shoots continued the formation of nodes with three leaves for more than two years. Pot-grown and field-grown plants initiated from these plantlets also retained trijugate leaf arrangement. Shoots grown out from axillary buds of trijugate plantlets and plants restored the usual bijugate phyllotaxis. Similar deviation of phyllotaxis was found in some naturally growing plants: *Helianthus tuberosus* L., *Syringa vularis* L., *Lonicera tatarica* L., *Lonicera edulis* Turcz. ex Freyn, *Acer tataricum* L., *Oleum europeum* L. Trijugate shoots were found among the lateral branches on lower parts of stems, root offspring and young growths around the stems and stumps of old trees. The mechanism of such deviation is discussed in relation to localized distribution of phytohormones in the apical meristem.

УДК 581.3 Бот. журн., 2008 г., т. 93, № 4

© О. И. Юдакова, Н. А. Шишкинская

ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ АНТИПОДАЛЬНОГО КОМПЛЕКСА У ПОЛОВЫХ И АПОМИКТИЧНЫХ ЗЛАКОВ

O. I. YUDAKOVA, N. A. SHISHKINSKAYA.
PECULIARITIES OF ANTIPODAL COMPLEX FORMATION IN SEXUAL AND APOMICTIC POACEAE

Саратовский государственный университет им. Н. Г. Чернышевского
410012 Саратов, ул. Астраханская, 83
E-mail: yudakovaoi@info.sgu.ru
Поступила в редакцию 17.04.2007

Изучено развитие антиподального комплекса у апомиктичных и половых видов злаков. Выделены три основных способа его формирования: экстенсивный, интенсивный и промежуточный. Установлено, что у апомиктичных злаков в развитии клеток халазального конца мегагаметофита регулярно проявляются аномалии, связанные с изменением направления их дифференциации. Описаны случаи образования в составе комплекса «яйцеклеткоподобных» антипод, а также зародыша и дополнительного мегагаметофита.
Ключевые слова: антиподальный комплекс, апомикты, злаки, гаметофитные аномалии.

Характерной особенностью апомиктичных растений является нестабильность структуры женских гаметофитов, которая выражается в формировании определенного процента зародышевых мешков с различными аномалиями (Ноглер, 1990;

Shishkinskaya, 1995; Шишкинская, Юдакова, 2000; Шишкинская и др., 2004). Нарушения процессов поляризации и дифференциации клеток наблюдаются как в микропилярном, так и в халазальном районах зародышевого мешка. Тем не менее основное внимание обычно уделяется аномалиям яйцевого аппарата и центральной клетки и гораздо в меньшей степени аномалиям антиподального комплекса. Это связано с тем, что его роль эмбриологами традиционно ограничивается трофической деятельностью. Однако наши наблюдения за формированием антиподального комплекса у апомиктов свидетельствуют о том, что при изменении направления дифференциации клеток халазального района зародышевого мешка они могут стать непосредственными участниками репродуктивного процесса.

Материал и методика

Структуру зрелых женских гаметофитов исследовали у растений 58 популяций 45 видов дикорастущих злаков из разных регионов России и ближнего зарубежья (см. таблицу). Фиксацию растений производили ацетоалкоголем (3 : 1) однократно в разгар цветения. В каждом варианте анализировали не менее 200 препаратов за-

Список исследованных популяций злаков

Вид	Место обитания популяции
Половые популяции	
Agrostis borealis Hartm.	Якутия
A. clavata Trin.	Камчатка
A. scabra Willd.	»
Alopecurus pratensis L.	Приполярный Урал
Beckmannia syzigachne (Steud.) Fern.	Камчатка
Bromopsis canadensis (Michx.) Holub	»
B. erecta (Hunds.) Fourr.	Северный Кавказ
B. gordjaginii (Tzvel.) Galushko	» »
B. pumpelliana (Scribn.) Holub s. l.	Камчатка
B. variegata (Bieb.) Holub s. l.	Северный Кавказ
Calamagrostis langsdorfii (Link) Trin.	Камчатка
Colpodium humile Lange	Саратовская обл.
Elymus caninus L.	Приполярный Урал
E. jacutensis (Drob.) Tzvel.	Якутия
E. mutabilis (Drob.) Tzvel. s. l.	Приполярный Урал
	Камчатка, г. Елизово
	Камчатка, побережье Тихого океана
Elytrigia lolioides (Kar. et Kir.) Nevski	Саратовская обл.
Festuca rubra L.	Якутия
Glyceria lithuanica (Gorski) Gorski	Камчатка
Leymus mollis (Trin.) Hara	»
Melica nutans L.	Саратовская обл.
	Приполярный Урал
	Камчатка
Millium vernale Bieb.	Северный Кавказ
M. effusum L. s. l.	Камчатка
Phalaroides arundinacea (L.) Rausch. s. l.	»
Phleum alpinum L.	»
P. phleoides (L.) Karst. s. l.	Саратовская обл.
P. pratense L. s. l.	» »

Вид	Место обитания популяции
Апомиктичные популяции	
Festuca djimilensis Boiss. et Bal.	Северный Кавказ
F. drymeja Mert. et Koch	» »
F. gigantea (L.) Vill.	Окрестности г. Саратова
	Абхазия
F. rubra L.	Приполярный Урал
	Камчатка, г. Елизово
	Камчатка, побережье Тихого океана
F. ruprechtii (Boriss.) Krecz. et Bobr.	Абхазия
F. sulcata (Hack.) Nym.	Северный Кавказ
F. valesiaca Gaud. s. l.	г. Саратов, Ботсад СГУ
	Окрестности г. Саратова
Hierochloë glabra Trin. s. l.	Камчатка, г. Елизово
	Камчатка, побережье Тихого океана
*Koeleria sabuletorum (*Domin) Klok.	Окрестности г. Саратова
Poa alpigena (Blytt) Lindm.	Камчатка
P. angustifolia L.	»
	Приполярный Урал
	Якутия
	г. Саратов
P. annua L.	Камчатка
	Сибирь, р. Усть-Нера
P. glauca Vahl s. l.	Якутия
P. macrocalyx Trautv. et Mey.	Камчатка
P. malacantha Kom.	»
P. nemoralis L. s. l.	»
P. pratensis L.	»
	г. Саратов
P. radula Franch. et Savat.	Камчатка
P. sublanata Reverd.	»

родышевых мешков, приготовленных с использованием метода ферментативной мацерации завязей с последующей диссекцией семязачатков (Еналеева и др., 1971). Всего изучено более 15 000 мегагаметофитов. Фотографии сделаны с помощью цифровой камеры-окуляра DSM35 (SCOPETEK, Китай).

Результаты и обсуждение

Антиподы считаются наиболее изменчивыми элементами зародышевого мешка покрытосеменных растений. Их количество в зрелых гаметофитах разных видов варьирует в широких пределах: от одной клетки до нескольких десятков и даже сотен (Жукова, Батыгина, 1994; Терехин, 1996). Чем меньше антипод, тем они, как правило, крупнее, если их развитие по каким-либо причинам не подавлено, как например у апомиктичного *Tripsacum dactyloides* L. (Шишкинская, Горюнова, 1971). Различия в размерах антипод наблюдаются даже в пределах одного зародышевого мешка, а у разных видов они весьма значительны.

У половых форм злаков зародышевые мешки развиваются по Polygonum-типу. Сформированный мегагаметофит содержит 3 одноядерных гаплоидных антиподы.

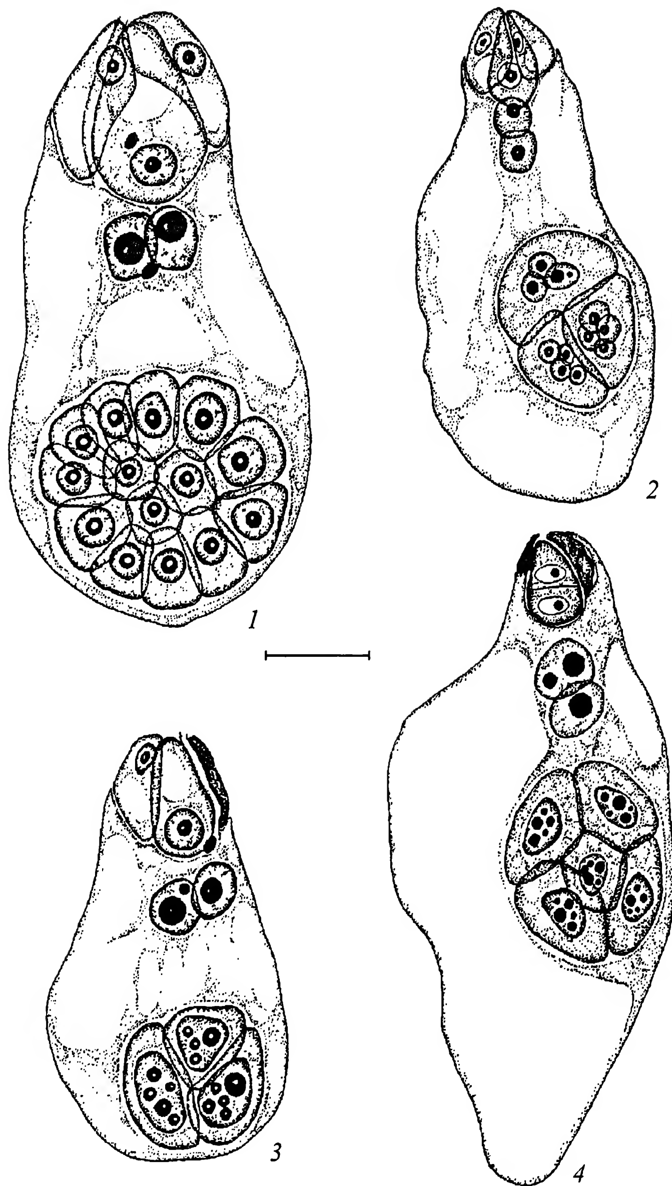


Рис. 1. Зародышевые мешки злаков.

1 — *Elymus mutabilis* (половая популяция), *2* — *Festuca gigantea* (апомиктичная популяция), *3* — *Festuca rubra* (половая популяция), *4* — *Poa nemoralis* (апомиктичная популяция). Масштабная линейка — 0.05 мм.

Однако в процессе созревания их количество, морфология и плоидность могут существенно изменяться. Среди изученных нами злаков для растений половых популяций *Bromopsis*, *Elymus* и *Leymus* были характерны многоклеточные комплексы одноядерных антипод. У *Leymus mollis* (Trin.) Hara они состояли из 6—8, у *Bromopsis canadensis* (Michx.) Holub, *B. pumpelliana* (Scribn.) Holub s. l. и *B. variegata* (Bieb.) Holub — из 10, а у *Elymus mutabilis* (Drob.) Tzvel. s. l., *E. jacutensis* (Drob.) Tzvel. и *E. canninus* L. — из 18—24 крупных, одноядерных клеток с одним большим яд-

рышком (рис. 1, *1*). Формирование таких комплексов является результатом активных митотических делений, к которым приступают антиподы сразу после завершения процесса клеткообразования в восьмиядерном зародышевом мешке.

Зрелый антиподальный комплекс зародышевых мешков растений апомиктичной популяции *Festuca gigantea* (L.) Vill. состоял из трех крупных клеток, количество ядер в которых варьировало от 2 до 6 (рис. 1, *2*). Образование ценоцитных антипод обусловлено выпадением цитокинеза в ходе ряда последовательных митозов.

У апомиктичных видов *Festuca djimilensis* Boiss. et Bal., *F. drymeja* Mert. et Koch, *F. rubra* L., *F. ruprechtii* (Boriss.) Krecz. et Bobr., *F. sulcata* (Hack.) Nym., *F. valesiaca* Gaud. s. l., *Hierochloë glabra* Trin. s. l., *Poa alpigena* (Blytt) Lindm., *P. angustifolia* L., *P. annua* L., *P. glauca* Vahl s. l., *P. macrocalyx* Trautv. et Mey., *P. malacantha* Kom., *P. nemoralis* L. s. l., *P. pratensis* L., *P. radula* Franch. et Savat., *P. sublanata* Reverd. ценоцитная стадия является лишь промежуточным этапом формирования комплекса. В зрелых антиподах отдельные ядра сливаются в гигантское многоядрышковое ядро (рис. 2, 3, *1*—*3*). Кроме того, первые деления ядер антипод могут сопровождаться цитокинезом, в результате чего количество клеток комплекса возрастает до 4—10 (рис. 1, *4*).

Практически для всех вышеперечисленных апомиктичных видов характерна факультативная апоспория, при которой в семязачатках одного и того же растения,

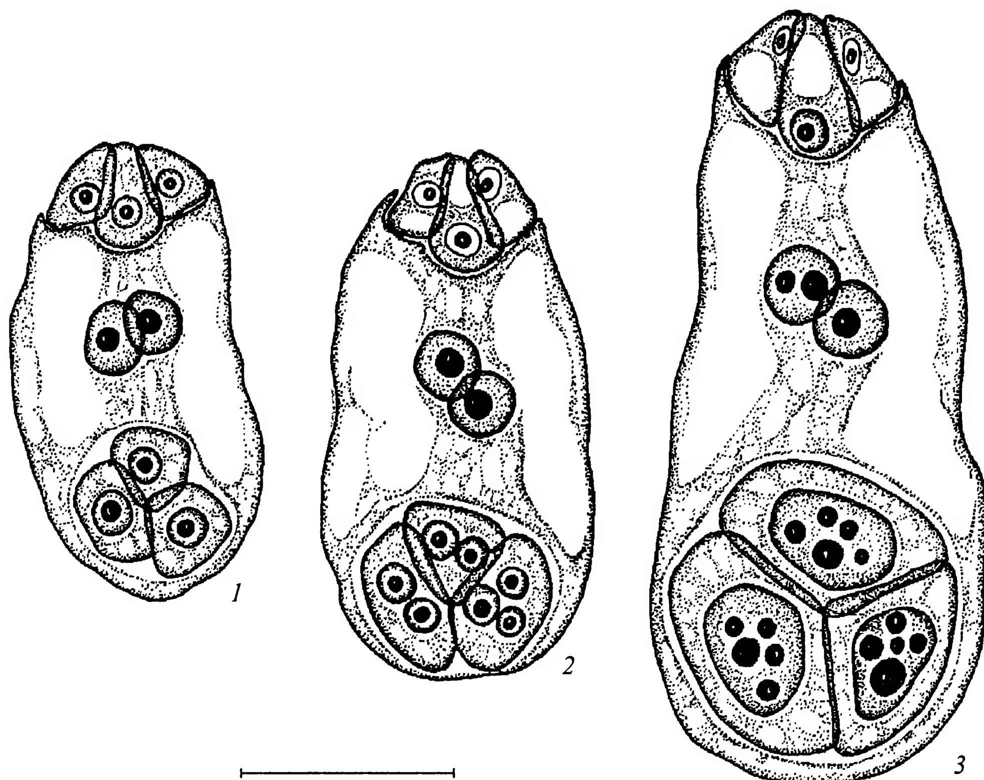


Рис. 2. Формирование антиподального комплекса зародышевых мешков апомиктичной популяции *Festuca rubra*.

1 — сформированный зародышевый мешок с одноядерными антиподами, *2* — зародышевый мешок с многоядерными антиподами, *3* — зрелый зародышевый мешок с одноядерными многоядрышковыми антиподами. Масштабная линейка — 0.05 мм.

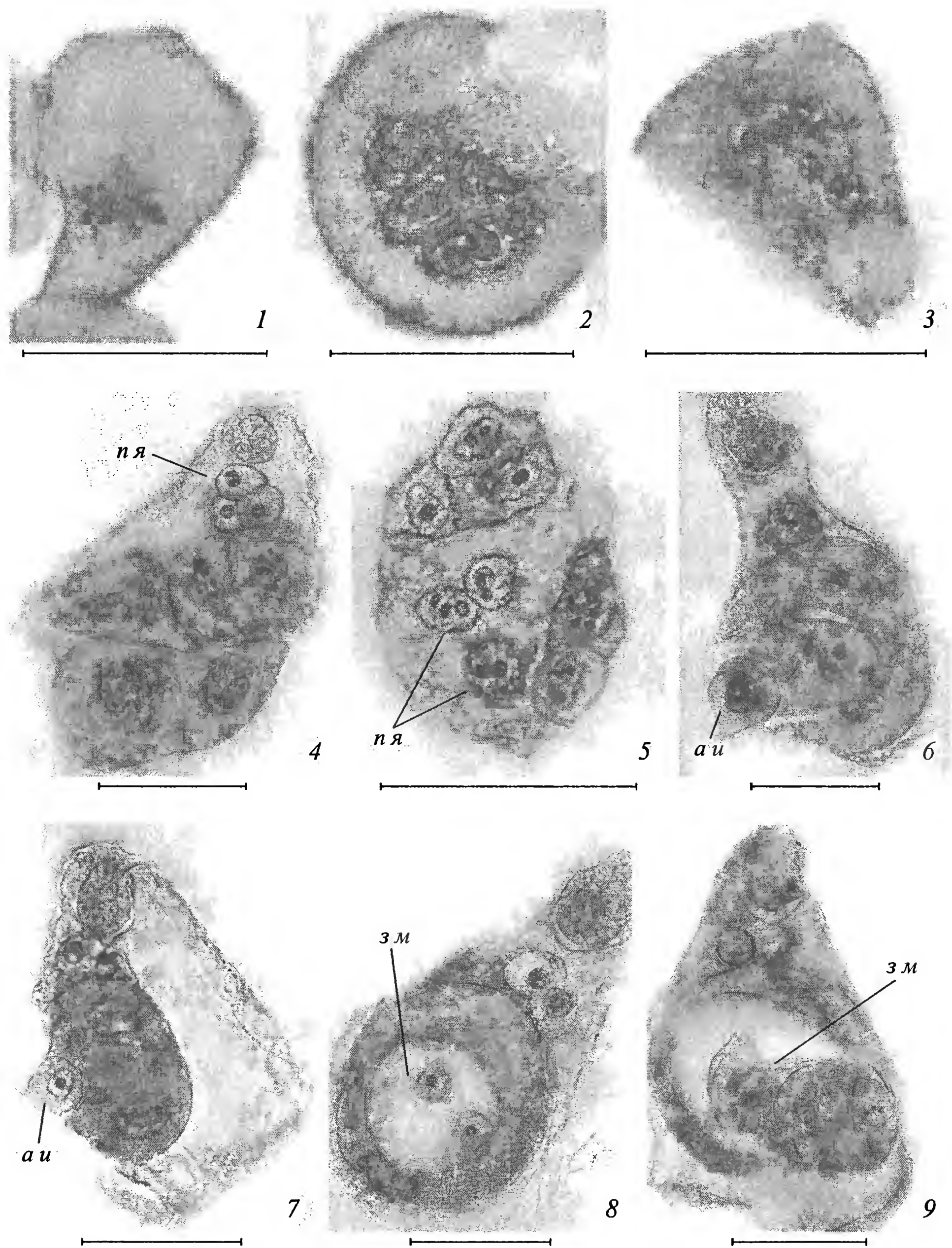


Рис. 3. *Poa pratensis* L.

1 — метафаза митоза в антиподальной клетке; *2* — многоядерная антипода; *3* — зрелая антипода; *4* — зрелый мегагаметофит с автономным проэмбрио, тремя полярными ядрами и комплексом антипод; *5* — молодой зародышевый мешок с двумя антиподами, тремя полярными ядрами и трехклеточным недифференцированным яйцевым аппаратом; *6*, *7* — зрелый мегагаметофит с автономным проэмбрио, неслившимся полярными ядрами и, предположительно, апоспорической инициалью; *8*, *9* — зрелый мегагаметофит с дополнительным зародышевым мешком, расположенном внутри комплекса антипод. Масштабная линейка — 0.05 мм. *а и* — апоспорическая инициаль, *з м* — зародышевый мешок, *п я* — полярное ядро.

а иногда и внутри одного семязачатка одновременно формируются нередуцированные апоспорические и редуцированные эуспорические зародышевые мешки (Шишкинская и др., 2004). Мегагаметофиты обоих типов имеют одинаковую организацию: они являются биполярными и восьмиядерными. Различий в структуре их антиподальных комплексов не обнаружено.

Присутствие трех антипод с гипертрофированными ядрами свойственно также зародышевым мешкам половых форм *Agrostis borealis* Hartm., *Beckmannia sizygahne* (Steud.) Fern., *Bromopsis gordiaginii* (Tzvel.) Galushko, *Millium vernale* Bieb., *Phleum pratense* L. К сожалению, в материале не были представлены ранние стадии гаметофитогенеза этих видов. Не исключено, что образование гигантских ядер антипод здесь могло идти иначе. Например, известно, что у некоторых видов покрытосеменных количество ДНК в клетках возрастает за счет эндорепродукции (Tschermak-Woess, 1956; Turala, 1966; Петрова и др., 1985; Ishioka, Sato, 1990).

Таким образом, можно выделить три способа формирования антиподального комплекса у злаков — экстенсивный, интенсивный и промежуточный. В первом случае происходит увеличение количества антипод без изменения их плоидности. При интенсивном способе исходное число антипод сохраняется неизменным, но за счет процессов эндорепродукции происходит увеличение количества ДНК в клетках. Промежуточный вариант развития предполагает увеличение как числа антипод, так и количества ДНК в них.

Экстенсивный способ образования антиподального комплекса довольно часто встречается у половых злаков, тогда как интенсивный и промежуточный в большей мере характерны для апомиктов. Если у половых злаков каких-либо заметных отклонений в развитии антиподальных комплексов обнаружено не было, то у факультативных апомиктов аномалии наблюдались неоднократно. Одной из них было нарушение процесса дифференциации ядер халазального района мегагаметофита, в результате чего в зародышевом мешке вместо одной из трех антипод формировалось дополнительное полярное ядро.

Зрелые мегагаметофиты с тремя полярными ядрами ранее были описаны у *Tripsacum dactyloides* (Farquharson, 1957; Шишкинская, Горюнова, 1978), *Nardus stricta* L. (Rychlewski, 1961) и зарегистрированы нами у *Festuca djimilensis, F. drymeja*, *F. rubra, F. ruprechtii*, *F. sulcata*, *F. valesiaca*, *Hierochloë glabra*, *Poa angustifolia, P. macrocalyx, P. pratensis* (рис. 3, *4*). Частота таких зародышевых мешков у разных видов варьировала от 0.3 до 50.0 %.

В зрелых гаметофитах точно определить, за счет каких именно структур появилось третье полярное ядро, практически невозможно, так как у апомиктичных злаков синергиды довольно рано дегенерируют, а антиподы могут поделиться. Однако у *P. pratensis* в молодых восьмиядерных зародышевых мешках нам удалось достоверно установить «халазальное» происхождение дополнительного полярного ядра. В центральной клетке третье ядро располагалось в халазальном районе рядом с двумя антиподами (рис. 3, *5*). Недостаток антипод в таких зародышевых мешках впоследствии компенсируется за счет процессов пролиферации и эндорепродукции клеток антиподального комплекса. Формирование дополнительных полярных ядер может быть одним из механизмов регуляции соотношения отцовского и материнского геномов в эндосперме псевдогамных апомиктов.

В антиподальных комплексах зрелых зародышевых мешков растений некоторых апомиктичных популяций *F. drymeja, P. macrocalyx, P. nemoralis, P. pratensis* встречались клетки с нетипичной морфологией. Иногда они напоминали яйцеклетку, а иногда — материнские клетки апоспорических зародышевых мешков (апоспорические инициали) с крупным одноядрышковым ядром и слабо окрашен-

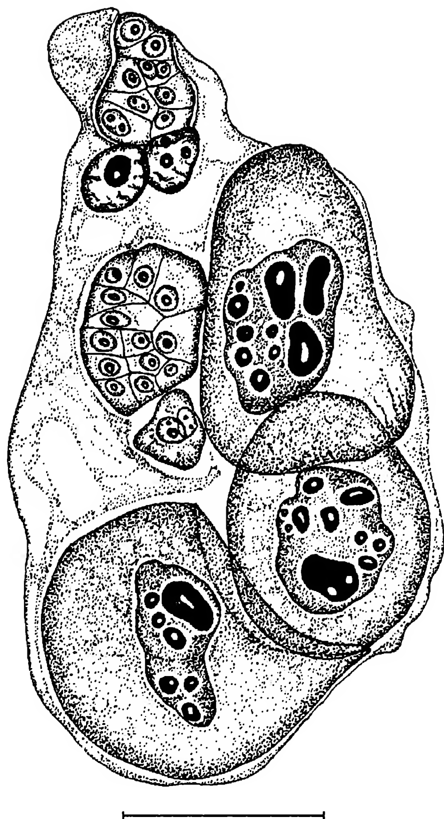


Рис. 4. Зародышевый мешок апомиктичного *Poa pratensis* с двумя автономными зародышами (один расположен в микропилярном районе, второй — в халазальном, рядом с антиподами). Масштабная линейка — 0.05 мм.

ной цитоплазмой (рис. 3, *6*, *7*). «Яйцеклеткоподобными» у апомиктов обычно бывают синергиды и, судя по регистрируемым случаям развития в микропилярном конце зародышевого мешка двух зародышей, могут играть роль добавочных яйцеклеток. Не исключено, что и «яйцеклеткоподобная» антипода способна дать начало зародышу. В литературе описано образование зародышеподобных структур в антиподальных комплексах у представителей семейств *Alangiactae*, *Asteraceae, Betulaceae, Morinaceae* и *Poaceae* (Жукова, Батыгина, 1994; Солнцева, 1987). Мы наблюдали дополнительный зародыш, расположенный на халазальном конце зародышевого мешка рядом с антиподами, лишь у *P. pratensis* (рис. 4).

У *F. drymeja* были зарегистрированы случаи имитации антиподами яйцевого аппарата (рис. 5, *1*). У этого же вида одна, две или все три антиподы могли разрастаться и принимать облик одноядерных или двухъядерных зародышевых мешков (рис. 5, *2*, *3*). Развитие дополнительных зародышевых мешков внутри антиподальных комплексов с частотой 2—5 % обнаружено также у *P. pratensis* и *P. macrocalyx.* Формирование добавочных зародышевых мешков из соматических клеток семязачатка — явление обычное при гаметофитном апомиксисе. Их расположение относительно друг друга очень разнообразно. В том числе они могут находиться и в контакте с антиподами других гаметофитов. Однако у вышеуказанных видов некоторые дополнительные зародышевые мешки располагались не рядом, а внутри

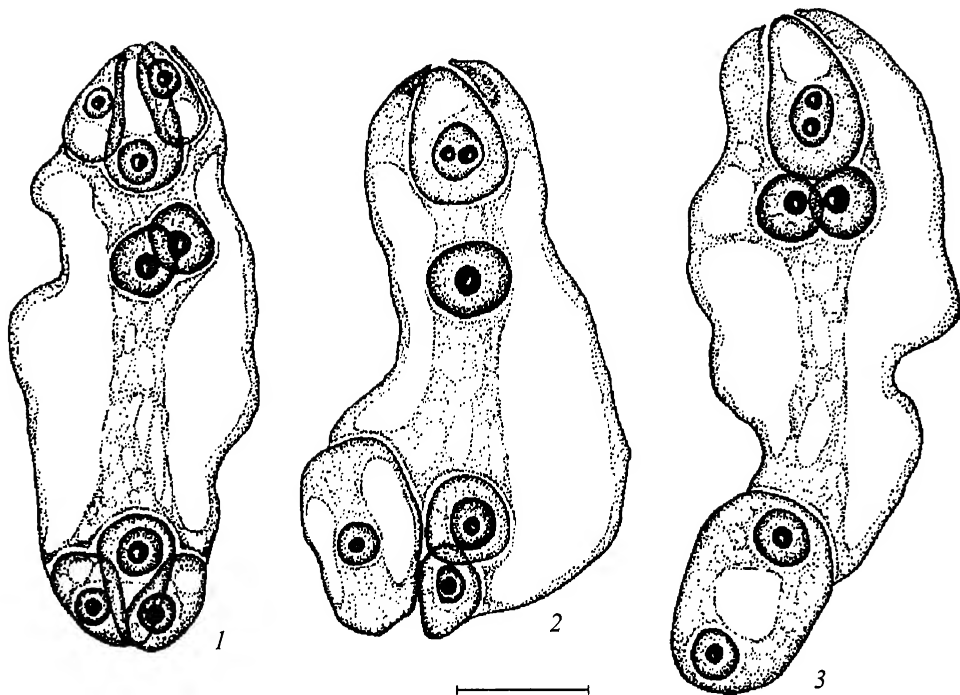


Рис. 5. Зародышевые мешки растений апомиктичной популяции *Festuca drymeja*.

1, *2* — формирование на халазальном конце зародышевого мешка структур, морфология которых соответствует одноядерному (*1*) и двуядерному (*2*) мегагаметофиту; *3* — зародышевый мешок с двумя яйцевыми аппаратами (на халазальном и микропилярном концах). Масштабная линейка — 0.05 мм.

антиподального комплекса соседнего мегагаметофита (рис. 6; рис. 3, *8, 9*). На основании только одного местоположения об их происхождении из «антипод», конечно, нельзя говорить. Тем не менее в некоторых случаях оно не вызывает сомнений. Неоднократно мы наблюдали такую картину (*P. pratensis, P. macrocalyx*): небольшой дополнительный зародышевый мешок снизу был прижат к центральной клетке, а по бокам и сверху окружен антиподами.

Антиподы цветковых растений сочетают в себе признаки как специализированных, так и меристематических клеток (Жукова, 1984). Благодаря сохранению способности к делению, антиподы в отличие от других клеток зародышевого мешка, видимо, более длительное время остаются тотипотентными. При определенных условиях они могут изменить направление дифференцировки и вступить на совершенно иной путь развития. В результате они становятся либо «яйцеклеткоподобными», либо превращаются в материнские клетки зародышевых мешков.

Формирование инициальных клеток в составе антиподального комплекса и возможность развития из них зародыша или мегагаметофита создают предпосылки как для полиэмбрионии, так и для естественного отбора на уровне гаметофита. Это говорит о том, что зародышевый мешок апомиктов обладает бóльшим репродуктивным потенциалом по сравнению с мегагаметофитом половых видов.

Ранее нами было высказано суждение о том, что проявление аномалий при формировании женского гаметофита апомиктов носит закономерный характер и повышает их репродуктивную способность (Шишкинская и др., 2004). Это в полной мере подтверждается нашими данными по развитию антиподального комплекса.

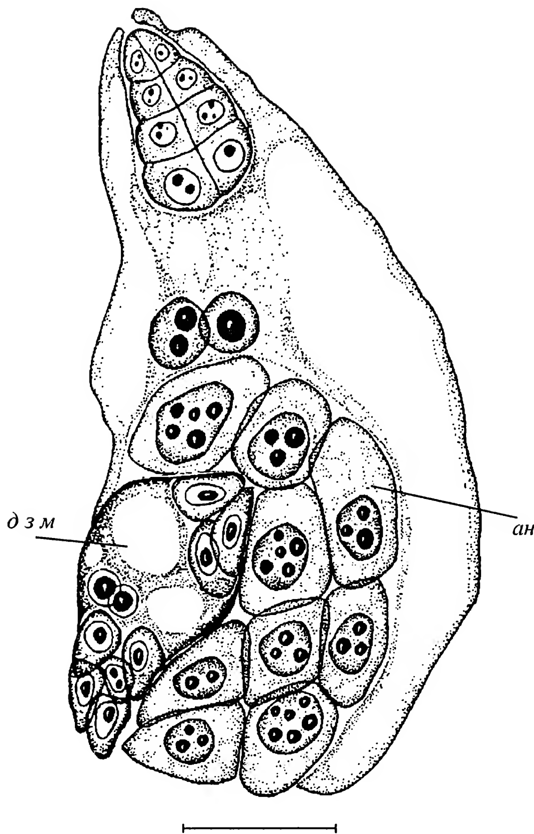


Рис. 6. Развитие дополнительного зародышевого мешка в антиподальном комплексе у апомиктичного *Poa macrocalyx*.

ан — антиподы, *д з м* — дополнительный зародышевый мешок. Масштабная линейка — 0.05 мм.

Наряду с другими гаметофитными аномалиями, характерными для апомиктичных форм (Тырнов и др., 2000), описанные нарушения дифференциации клеток халазального района зародышевого мешка могут быть использованы в качестве дополнительного диагностического признака при выявлении апомиксиса.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Еналеева Н. Х., Тырнов В. С., Хохлов С. С. Выделение зародышевых мешков покрытосеменных растений путем мацерации тканей // Цитология и генетика. 1971. Т. 6. № 5. С. 439—441.

Жукова Г. Я. Ультраструктура клеток зрелого зародышевого мешка цветковых (черты сходства и различия) // Матер. Всес. симп. эмбриол. раст. Телави, 1984. С. 22—23.

Жукова Г. Я., Батыгина Т. Б. Антиподы // Эмбриология растений. Терминология и концепции. СПб., 1994. Т. 1. С. 199—202.

Ноглер Г. А. Гаметофитный апомиксис // Эмбриология растений: использование в генетике, селекции и биотехнологии. М., 1990. Т. 2. С. 39—82.

Петрова Т. Ф., Соловьянинова О. Б., Ченцова Ю. С. Ультраструктура гигантских хромосом в антиподах ячменя // Цитология. 1985. Т. 27. № 5. С. 499—503.

Солнцева М. П. Семейство *Asteraceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. *Davidiaceae—Asteraceae*. Л., 1987. С. 318—331.

Терехин Э. С. Семя и семенное размножение. СПб., 1996. 377 с.

Тырнов В. С., Шишкинская Н. А., Юдакова О. И. Структурная изменчивость зрелых женских гаметофитов злаков // Докл. РАЕН. 2000. № 2. С. 44—48.

Шишкинская Н. А., Юдакова О. И. Классификация апомиксиса // Эмбриология растений: терминология и концепции. Т. 3. СПб., 2000. С. 168—180.
Шишкинская Н. А., Юдакова О. И., Тырнов В. С. Популяционная эмбриология и апомиксис у злаков. Саратов, 2004. 145 с.
Шишкинская Н. А., Горюнова Н. В. Цитоэмбриологическое изучение *Tripsacum dactyloides* L. // Апомиксис и цитоэмбриология растений. Саратов, 1971. Вып. 2. С. 109—113.
Farquharson L. I. Hybridization of *Tripsacum* and *Zea* // J. Heredity. 1957. Vol. 48. N 6. P. 295—299.
Ishioka K., Sato S. Polyploidy of the nuclear DNA contents of the antipodal cells of *Hemerocallis middendorfii var. esculenta* // Sci. Reports Hirosaki Univ. 1990. Vol. 37. P. 42—72.
Rychlewski J. Cyto-embryological studies in the apomictic species *Nardus stricta* L. // Acta. Biol. Cracow. Ser. Bot. 1961. Vol. 4. N 1. P. 1—24.
Tschermak-Woess E. Notizen über die Riesenkerne und «Riesenchromosomen» in den Antipoden von *Aconitum* // Chromosoma. 1956. Bd 8. N 2. S. 113—134.
Shishkinskaya N. A. Some results of apomixis investigation in cereals // Apomixis Newsletter. 1995. N 8. P. 21—23.
Turala K. Strukturen von endopolyploider Kerne in Bereich der Samenanlage einiger Monocotylen // Österr. Bot. Zeitsch. 1966. Bd 113. S. 529—541.

SUMMARY

The formation of antipodal complex in apomictic and sexual *Poaceae* species has been studied. Three ways of its formation are distinguished: extensive, intensive and intermediate. The anomalies in the cell development in the chalazal area of megagametophyte, related with change of their differentiation direction, were found to appear regularly in apomictic *Poaceae*. The cases of formation of «egg-like» antipodes, embryo and additional megagametophyte in the antipodal complex were described.

УДК 582.594.6 Бот. журн., 2008 г., т. 93, № 4

© Т. Н. Виноградова

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ *NEOTTIA ASIATICA* (*ORCHIDACAE*) ИЗ ОКРЕСТНОСТЕЙ ПЕТРОПАВЛОВСКА-КАМЧАТСКОГО

T. N. VINOGRADOVA. SOME PECULIARITIES OF PROPAGATION BIOLOGY OF *NEOTTIA ASIATICA* (*ORCIDACAE*) FROM PETROPAVLOVSK-KAMCHATSKY ENVIRONS

Кафедра естественных наук гимназии № 1567
Москва
Поступила 18.09.2006
Окончательный вариант получен 28.08.2007

Neottia asiatica — малоизученный вид Дальнего Востока и Камчатки. Исследованные популяции *N. asiatica* поддерживаются как за счет семенного, так и вегетативного размножения с помощью корневых отпрысков. *N. asiatica* является монодикарпическим видом. Семенная продуктивность генеративного побега составляет около 4300 семян. В изученных образцах около 7 % семян не имеют зародышей. Наиболее специфичные черты *N. asiatica* заключаются в сравнительно низкой для облигатно микосимбиотрофного вида степени микоризной инфекции (45 % у растений с генеративными почками и до 58—67 % у цветущих растений) и сравнительно позднем (через год после цветения) отмирании корневища.

Ключевые слова: орхидные, *Neottia asiatica*, семенная продуктивность, корневые отпрыски, микориза.

К роду *Neottia* принадлежат 9 видов нефотосинтезирующих орхидей (Вахрамеева и др., 1991). По мнению R. Dressler (1990), этот род чрезвычайно близок к роду *Listera*, что позволяет рассматривать представителей этих двух родов соответственно нефотосинтезирующими и фотосинтезирующими членами единого рода.

В роде *Neottia* наиболее изученной является *N. nidus-avis*, для которой подробно описаны строение побегов и развитие сеянцев (Irmich, 1853), а также образование адвентивных почек на корнях в экспериментальных условиях (Champagnat, 1971; Champagnat, Loiseau, 1975). В природе такие почки у *N. nidus-avis* также встречаются (Князев, Князева, 1988; Татаренко, 1996, 2002).

За последние несколько лет появились работы, показывающие, что ряд чисто микосимбиотрофных орхидных, таких как *N. nidus-avis*, *Coralorhiza trifida* получают соединения углерода посредством гименомицетов, которые одновременно образуют эктомикоризу с корнями растущих вблизи автотрофных древесных растений (McKendrick et al., 2000a, b, 2002; Selosse et al., 2002). До этого подобное явление описывали и для австралийской *Rhizantella gardneri* (Warcup, 1985). По всей видимости, симбиоз с грибами, одновременно являющимися симбионтами автотрофных растений, может оказаться достаточно распространенным для так называемых «бесхлорофилльных» орхидей.

О других видах рода *Neottia* известно очень мало. В настоящей статье обсуждаются результаты изучения строения растений *Neottia asiatica* Ohwi, некоторых особенностей микоризообразования, а также вклад вегетативного и семенного размножения в поддержание популяций *N. asiatica*.

Материал и методика

Материал был собран в июле-августе 2005 г. в зеленой зоне г. Петропавловска-Камчатского. Были исследованы 3 ценопопуляции *N. asiatica*: в каменном березняке в окрестностях оз. Синичкино, в каменном березняке в нижней части Петровской сопки в центре города, в каменном березняке на сопке, примыкающей к ул. Кутузова.

Для поиска растений брали кусочки почвы (от 10 × 10 до 20 × 20 см) вместе с растущими на них генеративными экземплярами и разбирали их с помощью пинцета под бинокуляром. Найденные растения фиксировали 70°-м этиловым спиртом.

Всего было изучено 48 растений: 9 генеративных, цветущих в 2005 г. и собранных на разных стадиях развития: от цветения до созревания плодов; 8 подземно развивающихся растений со сформированными генеративными почками; 6 растений с остатками генеративных побегов 2004 г.; а также один мелкий сеянец и 24 корневых отпрыска в вегетативной фазе онтогенеза.

С трех растений были собраны зрелые семена для последующего подсчета доли семян, лишенных зародыша. У каждого генеративного растения учитывали число цветков, а у 5 растений, собранных на стадии созревания плодов, число цветков и плодов; в 20 плодах подсчитывали число семян. Из смеси зрелых семян, полученных из 68 коробочек 5 растений, было взято 5 выборок по 1000 семян для подсчета среднего процента семян, не имеющих зародышей. Также у всех растений было подсчитано число почек на каждом корневище, число корней и число придаточных почек на корнях.

С каждого из растений, которые цвели в 2004 и 2005 гг., а также с развивавшихся подземно растений, у которых в 2005 г. были сформировавшиеся генеративные почки, было взято по 5 корней для подсчета степени микоризной инфекции. Срезы делали от руки с помощью опасной бритвы и изучали с помощью микроскопа М-9. Степень микоризной инфекции была вычислена по стандартной методике (Селиванов, 1981).

В настоящей работе, как и ранее (Виноградова, 1999в, 2000а), протокормом мы называем развивающееся из семени растение вплоть до окончательного формирования почки в его апикальной части. Побег, развивающийся из апикальной почки протокорма, мы называем первичным.

Результаты исследования

Особенности пространственного распределениия растений *N. asiatica* в изученной популяции. Растения встречаются как поодиночке, так и небольшими плотными группами, состоящими из нескольких особей, с тесно переплетенными корнями.

Одна из таких групп насчитывала 15 растений: из них 5 — с остатками соцветий прошлого года, 2 — с соцветиями текущего года, 1 — с генеративной почкой и 7 уже самостоятельных взрослых вегетативных корневых отпрысков. Все эти растения размещались на площади 10 × 10 см. Другая группа состояла также из 15 растений: из них 2 цветущих в год изучения, 4 — со сформированными генеративными почками и 9 корневых отпрысков разных размеров и занимала площадь 15 × 15 см. Остальные растения росли по 1—4 экземпляра.

Особенности микоризообразования в корнях *N. asiatica*. Как это отмечали и для других видов орхидных (Peterson, Currah, 1990), гифы грибов отсутствуют в центральном цилиндре и в кончике молодого корня (примерно 3—5 мм от его верхушки). В коре корня полупереваренные гифы грибов распределены равномерно по всей его длине, занимая строго определенные слои клеток.

Так, на срезах корней подземных растений как молодых, так и имеющих генеративные почки (рис. 1), видно, что ризодерма корней однослойная, образована мелкими клетками, сплюснутыми в радиальном направлении. Корневых волосков нет. Два наружных слоя клеток коры также сплюснуты и в радиальном направлении достигают 0.025 мм, а в тангентальном — 0.075 мм. Клетки этих слоев содержат крахмал. Клетки третьего слоя коры изодиаметрические, 0.05—0.08 мм в диам., содержат полупереваренную грибную массу. Клетки четвертого слоя крупные, вытянутые в радиальном направлении и достигают 0.15 мм в дл. Весь объем этих клеток занят переваривающейся грибной массой. Глубже залегают еще 3—4 слоя крупных изодиаметрических клеток, которые плотно заполнены крахмальными зернами. Клетки самого внутреннего слоя коры (эндодермы) по размерам мало отличаются от клеток наружного слоя коры. В центральном цилиндре хорошо различима дитриархная ксилема.

В связи с тем что значительная часть клеток коры содержит крахмал, степень микоризной инфекции у нецветших растений оказывается сравнительно невелика и не превышает 45 %.

В корнях цветущих растений число крахмальных зерен заметно меньше, чем у растений, генеративная почка которых только заложилась. Крахмальные зерна занимают от трети до четверти объема клеток во внутренних и практически отсутствуют во внешних слоях коры. Ко времени созревания плодов (примерно через месяц после цветения) клетки внутренних слоев коры оказываются практически свободными от крахмала. В некоторых клетках коры обнаруживаются рафиды оксалата кальция (возможно, что на более ранних этапах развития их не было видно из-за большого количества крахмала). Пелотоны становятся плотней и темней. Полупереваренная грибная масса обнаруживается в части мелких клеток наружных слоев коры, которые у более молодых растений заняты крахмалом. За счет этого степень

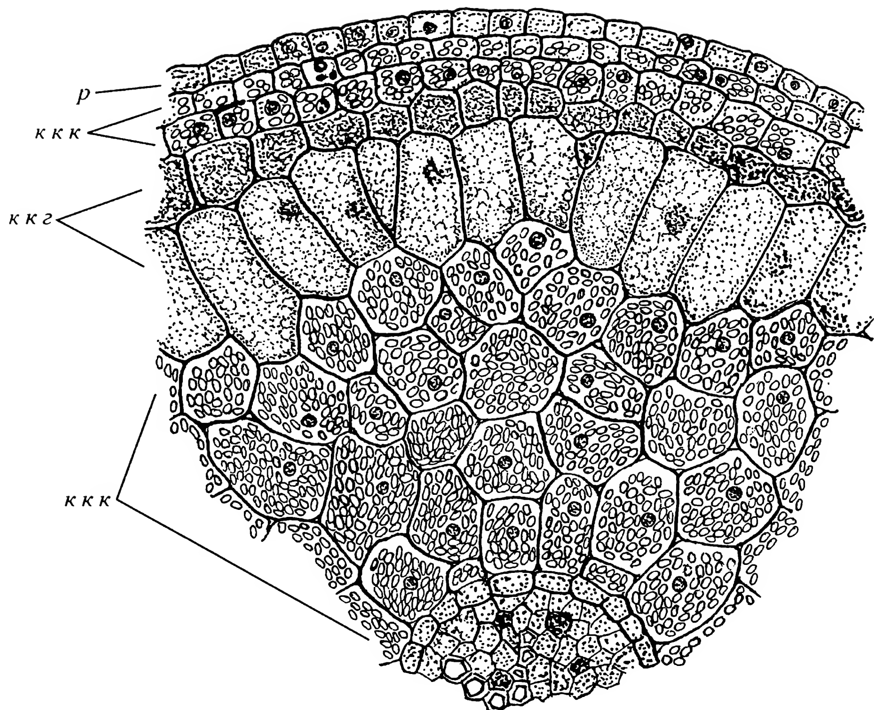


Рис. 1. Поперечный срез корня вегетирующего под землей растения с генеративной почкой. *к к г* — клетки коры, занятые грибами; *к к к* — клетки коры с крахмальными зернами; *р* — ризодерма.

микоризной инфекции у генеративных растений выше, чем у нецветущих, и составляет 58—67 %.

У растений, которые цвели в предыдущем году и которые можно назвать сенильными, корни более старой части корневища отмирают, а срезы живых корней мало отличаются от таковых у растений в период плодоношения.

Морфология молодых сеянцев и корневых отпрысков. Удалось найти только один протокорм. Он был обнаружен среди корней одного из генеративных растений. Его длина достигала 4 мм, а ширина — 1 мм. Он имел небольшой корень, расположенный недалеко от апекса побега.

Как и у изученной И. В. Татаренко (2002) *N. nidus-avis*, корневые отпрыски у *N. asiatica* (рис. 2) начинают развиваться на корнях, не отделенных от материнского растения. Примерно в половине случаев у *N. asiatica* развитие начинается с образования небольшого вздутия, отделенного от корня перетяжкой, подобно тому, что описано для *Neottia nidus-avis* (Champagnat, 1971; Champagnat, Loiseau, 1975), но столь же часто перетяжки у основания вздутия не наблюдаются, как и у описанного нами ранее *Listera cordata* (Виноградова, 1996; Vinogradova, Andronova, 2002). У несколько более продвинутых в своем развитии корневых отпрысков утолщение на кончике корня становится асимметричным, так как закладывается апекс первого адвентивного корня.

У еще более крупных корневых отпрысков на противоположной первому корню стороне есть второй корень, который, вероятно, заложился вскоре после первого, так как почти неотличим от него по размерам. У несколько более крупных растений чуть выше первых двух начинают расти еще два корня.

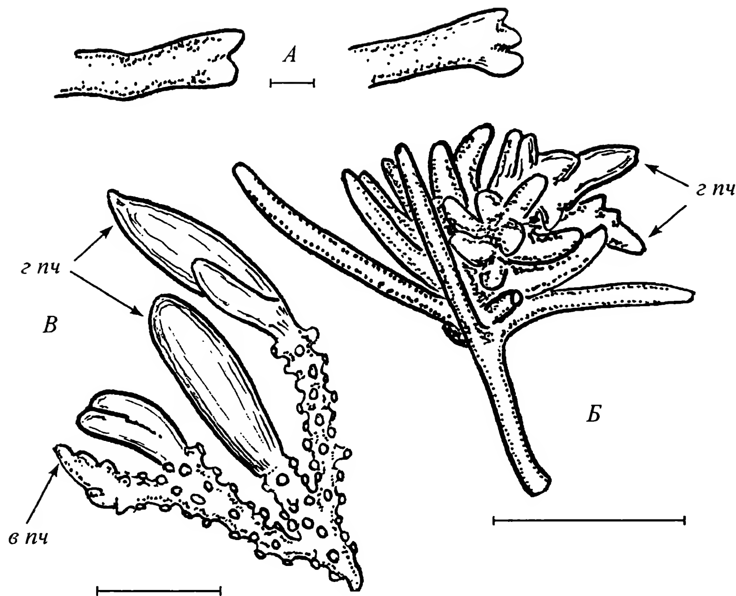


Рис. 2. Корневые отпрыски (*А*, *Б*) и растение семенного происхождения (*В*).

А — молодые корневые отпрыски; *Б* — корневой отпрыск с вегетативными апикальной и пазушной почками; *В* — растение семенного происхождения с двумя генеративными почками (корни удалены). *в пч* — вегетативная почка, *г пч* — генеративная почка. Масштабные линейки, мм: *А* — 1, Б, В — 10.

В течение некоторого времени побег нарастает моноподиально, а число корней увеличивается. Самые длинные из корней могут достигать 25 мм в дл. и 2.2 мм в диам. У всех растений, корневище которых превышает 11 мм в дл. и которые имеют более 20 корней, обнаружены пазушные побеги (рис. 2, *б*). Корневища некоторых растений с одним пазушным побегом достигают 20 мм в дл. и имеют около 30 корней.

Морфология генеративных растений. К генеративным мы относим растения семенного и корнеотпрыскового происхождения, у которых апекс оси первого порядка сформировал генеративную почку либо генеративный побег уже развернулся и находился в фазе цветения.

Генеративные побеги образуются у растений, чьи корневища достигают не менее 15 мм в дл. (рис. 2, *в*). На этих корневищах (включая пазушные побеги) находится от 60 до 115 коротких (15—20 мм, в редких случаях до 40 мм) светлых, слегка желтоватых корней. В нижней части генеративного побега находятся 5 влагалищных листьев. Самые нижние два (или 3) из них плотные и замкнутым колпачком закрывают апекс побега, но при дальнейшем росте соцветия разрываются. В пазухе нижнего из них обычно (хотя и не всегда) формируется вегетативная почка, в пазухах остальных влагалищных листьев почек нет. Верхние 2 (1) влагалищных листа часто имеют щелевидное отверстие сбоку, в своей верхней части. Пятый лист, менее плотный, представляет собой незамкнутое влагалище. Размеры полностью сформированной генеративной почки к концу лета достигают 20—22 мм. У цветущего растения 3 нижние влагалищные листа находятся внизу побега, четвертый — приблизительно в середине побега и пятый — в его верхней части. Филлотаксис в этой части побега 1/2, филлотаксис собственно соцветия 2/5.

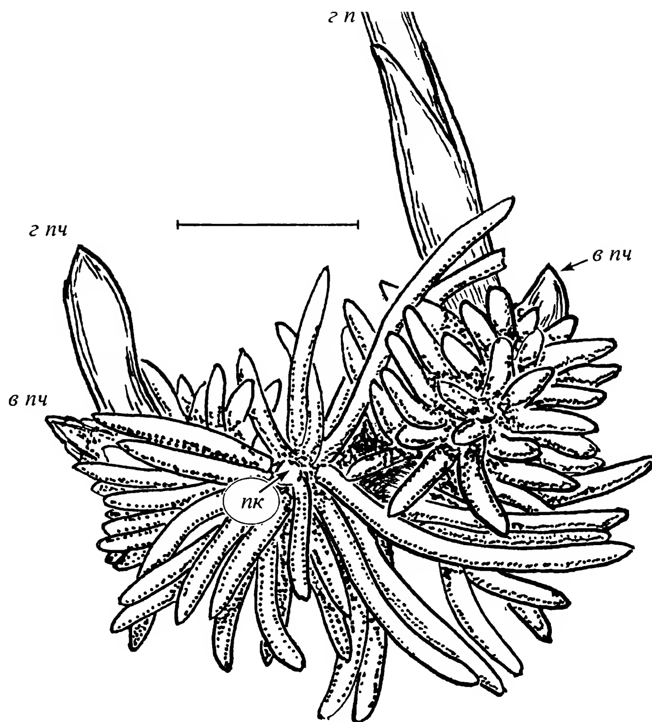


Рис. 3. Подземная часть генеративного растения семенного происхождения.
в пч — вегетативные пазушные почки, *г п* — генеративный побег, *г пч* — генеративная почка, *пк* — протокорм. Масштабная линейка — 10 мм.

У растений, сформировавших 1—2 генеративные почки, кроме них были обнаружены еще по 2—5 более мелких; в среднем на каждое растение приходится по 3.6 пазушных побегов.

У растений, цветущих в текущем году, кроме 1—2 соцветий обязательно есть хотя бы одна, чаще 2—4 (в одном случае 7) почки. Как правило, эти почки вегетативные; только у одного из 9 цветущих в год изучения растений самая крупная почка имела зачаток соцветия (рис. 3). Среднее число пазушных побегов на корневище при этом практически такое же, как у предыдущей группы — 3.3 шт. на растение, т. е. дальнейшего ветвления корневища у этой группы растений не происходит. Поскольку у растений с соцветиями текущего года остается неповрежденным основание побега (хорошо различима базальная часть протокорма или же остаток корня, на котором образовался корневой отпрыск), можно предположить, что партикуляции на этих стадиях жизненного цикла не происходит.

Образование придаточных почек на корнях генеративных растений (как с генеративными почками, так и с развернутыми генеративными побегами) происходит редко. Хотя у одного растения были обнаружены два корневых отпрыска с небольшими придаточными корнями, в целом для этой и более младших групп растений такой способ вегетативного размножения не характерен.

Растения, которые цвели в предыдущем, 2004 г. У *Neottia nidus-avis* ко времени созревания плодов корневище обычно полностью отмирает и высыхает, а корни полностью разрушаются. То же происходит и у другого микосимбиотрофного вида — *Corallorhiza trifida*, изученого нами на побережье Белого моря (Ви-

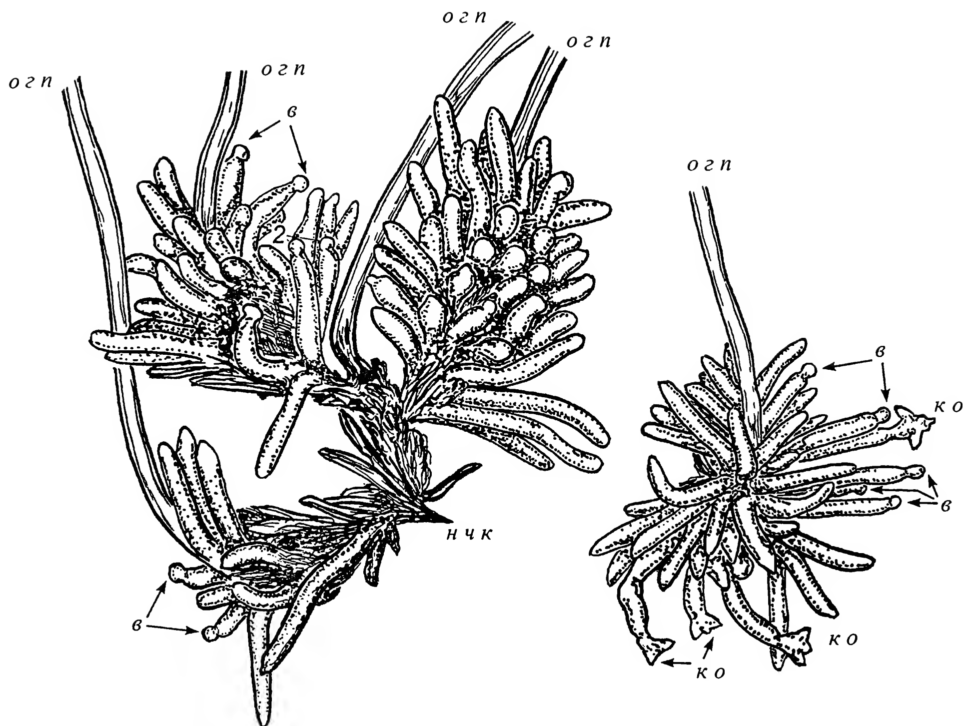


Рис. 4. Растения, которые цвели в предыдущем году.

о г п — остатки генеративных побегов, *в* — вздутия на кончиках корней; *к о* — корневые отпрыски с собственными придаточными корнями; *н ч к* — некротизированная часть корневища со старыми почерневшими корнями. Масштабная линейка — 10 мм.

ноградова, 1999а, 2004). В отличие от этих двух видов у изученных нами генеративных экземпляров *N. asiatica* ко времени созревания плодов никаких признаков отмирания ни корневища, ни корней не замечено. Большой неожиданностью стала также находка 6 растений с живыми корневищами и сохранившимися сухими соцветиями прошлого года. У этих растений (рис. 4) нижняя часть корневища и корни на ней находились на разных стадиях дегенерации. У 2 из 6 растений этой группы даже сохранились остатки корней, на которых и развились когда-то эти растения. Верхняя часть корневища, иногда до 15 мм дл., остается живой. На корнях этой части корневища обнаружены многочисленные протокормообразные вздутия, а также отдельные корневые отпрыски, не отделенные от материнского растения. Приблизительно от 4 до 20 % корней растений этой группы образуют корневые отпрыски.

Близ основания соцветия часто есть небольшие побеги, видимо, развившиеся из почки, находящейся в пазухе нижнего листа генеративного побега.

Среднее число пазушных побегов у растений этой группы оказалось приблизительно таким же — 3.2 шт. на растение, т. е. формирования новых пазушных побегов за истекший год не происходит.

Так же как и у растений, которые моложе на год и находятся в стадии цветения, у этих растений ни одна из пазушных почек не была генеративной, не было ни соцветий текущего года, ни сформированных генеративных почек. Выше мы уже упоминали, что и резервные почки цветущих растений, как правило, являются веге-

тативными. По-видимому, повторное цветение не только подряд два года, но даже и через год происходит редко.

Дальнейшая судьба растений, цветение которых происходило год назад, неясна. Прежде всего, кроме 6 растений, о которых шла речь в данном разделе, мы не нашли ни одного развивающегося растения, у которого была бы отмершей старая часть корневища. Кроме того, растения этой группы отличаются от других растений с вегетативными почками заметным числом корней с утолщениями на кончиках либо даже с небольшими корневыми отпрысками, уже имеющими собственные придаточные корни. Размеры же их вегетативных почек не превышают таковых у растений, цветущих в текущем году. Вероятно, дальнейшего развития пазушных почек на корневище не происходит, хотя полностью этого исключить нельзя. Роль этих растений в поддержании популяции заключается, на наш взгляд, в том, что они являются основным источником корневых отпрысков. По-видимому, эту группу растений можно отнести к сенильному возрастному состоянию.

Оценка семенной продуктивности. У большей части растений в текущем сезоне формируется только одно соцветие; у 4 растений из 20 было по 2 соцветия (или генеративные почки) и у одного растения — 4 соцветия.

У изученных нами растений на соцветии развивалось от 11 до 35 (в среднем 20) цветков. Плодообразование достигало 93 %. Число семян в изученных нами коробочках колебалось от 173 до 281 (в среднем 214 ± 26). Средняя семенная продуктивность генеративного побега, по нашим оценкам, составила около 4300 семян. В изученных образцах смеси семян в среднем 7 % не имеют зародышей.

Соотношение семенного и вегетативного размножения. Как было сказано выше, основание побега в большинстве случаев остается неповрежденным даже у цветущих растений, так что легко можно убедиться в корнеотпрысковом или семенном происхождении экземпляра; только у растений, которые цвели в предыдущем году, оно отмирает.

В нашем материале растения, возникшие из корневых отпрысков (32 экземпляра), преобладали над выросшими из семян (9 экземпляров). Однако обращает на себя внимание то, что все растения семенного происхождения, кроме одного, принадлежали к старшим возрастным группам: 7 из них цвели в текущем году и одно имело крупную генеративную почку. Можно предположить, что эти растения появились в один год, и соотношение семенных и корнеотпрысковых растений в этот год, возможно, было совсем иным. Мы не исключаем и того, что на соотношение семенных и корнеотпрысковых растений в нашем материале повлиял и способ сбора материала, поскольку, как было сказано выше, мы не ставили цель провести учет всех растений, произрастающих на какой-то площади, а работали с случайно выбранными почвенными пробами.

Разные стратегии размножения с высокой степенью вероятности ориентированы на разные сезонные условия, и поэтому в разные годы вклад разных способов размножения в воспроизведение популяций может сильно варьировать. Так, у *Listera cordata* L., также образующего корневые отпрыски, обильное их появление было отмечено нами на побережье Белого моря после аномально бесснежной зимы и было, видимо, стимулировано переохлаждением почвы. Количество находимых в почве сеянцев какого-либо вида также может сильно варьировать по годам, и причины этого очевидны и обсуждались ранее (Виноградова, 1996, 1999а, 2000б). Например, во время работ в районе Беломорской биостанции МГУ в 1994 г., несмотря на упорные поиски, нами не было найдено ни одного сеянца

L. cordata, тогда как в другие годы они были обнаружены. Вероятно, и у *N. asiatica*, как и у изученного нами ранее *L. cordata*, наблюдаются волны возобновления за счет вегетативного либо за счет семенного размножения, и пики этих волн могут не совпадать.

Обсуждение

Степень микоризной инфекции у чисто микотрофных видов, как правило, достаточно высока. Так, у *N. nidus-avis*, по данным Татаренко (2002), она составляет 70—90 %. У *Gastrodia elata* степень микоризной инфекции не очень высокая у молодых растений, так как гриб не проникает в молодые части побега, у крупных старых растений достигает 75 % (Татаренко, 1997).

Высокую степень микоризной инфекции мы наблюдали ранее и у облигатно микотрофной *Corallorhiza trifida*. Грибами у этого вида заняты 5—6 слоев крупных изодиаметрических клеток коры побега. Крахмал же содержат только два наружных слоя мелких клеток коры и клетки эндодермы, а также все клетки коры двух верхних, наиболее молодых междоузлий, еще не заселенных грибами (Виноградова, 1999а; Vinogradova, Andronova, 2002). У протокормов и подземных первичных побегов *Dactylorhiza maculata* s. l. крахмал также содержится в апикальной части, непосредственно под меристематической зоной, и в клетках эндодермы (Виноградова, 1999б; Vinogradova, Andronova, 2002). Сходную картину мы наблюдали и у еще не фотосинтезирующих молодых подземных растений других видов.

Таким образом, *N. asiatica* присуща наиболее низкая степень микоризной инфекции из изученных в этом отношении облигатно микотрофных орхидных. Изучение срезов корней показало, что лишь примерно половина объема коры занята грибами, и степень микоризной инфекции у этого вида оказалась ниже, чем у родственного ему *N. nidus-avis*.

Татаренко (2002), тщательно изучившая 3 генеративных экземпляра *N. asiatica*, произраставших в Сихотэ-Алинском заповеднике, пишет о том, что ветвление корневища у этих экземпляров не наблюдалось, и связывает это с небольшими размерами подземных органов этих растений. Однако в нашем материале все изученные растения, длина корневища которых превышала 11 мм, имели разветвленное корневище. Корневище единственного вегетирующего под землей экземпляра этого вида, найденное нами в окрестностях г. Владивостока, также имело пазушные побеги. Возможно, что в разных популяциях и в разных частях ареала интенсивность ветвления может различаться.

Образование адвентивных почек на корнях гнездовки азиатской до сих пор не было описано. Однако у близкородственных *N. nidus-avis* и *Listera cordata* существование таких почек было известно давно (Ziegenspeck, 1936; Champagnat, 1971; Champagnat, Loiseau, 1975; Виноградова, 1996а).

В лабораторных условиях детально исследован процесс образования адвентивных почек на изолированных корнях *N. nidus-avis* (Champagnat, 1971; Champagnat, Loiseau, 1975). Отмечено, что образование подобных почек в природных условиях наблюдается крайне редко и только на корнях, отделенных от материнского растения. Позже Татаренко (2002), подробно изучившая 7 популяций этого вида в Подмосковье, на Кавказе и в Крыму, обнаружила, что, хотя можно наблюдать самостоятельно существующие корни с почками, их заложение происходит, пока корень соединен с материнским растением. Если корни не имеют почек, то в природных условиях они отмирают вместе с материнским растением. Интенсивность такого

способа размножения различна по данным разных авторов. Так, по данным Князева и Князевой (1988), в Уральском регионе такие почки были обнаружены у 25—30 % особей, а по данным Татаренко (2002), в Подмосковье, на Кавказе и в Крыму почки образовывали только 3 % особей.

У *N. asiatica* корневые отпрыски с возрастом формируются на корнях почти всех растений, причем формирование почек может начаться уже у растений, сформировавших генеративную почку, но гораздо чаще оно происходит у особей после цветения. Процент корней, сформировавших корневые отпрыски, не столь велик, как это отмечают для *N. nidus-avis*. Однако корневые отпрыски до отмирания материнского растения успевают достичь гораздо более продвинутой стадии развития: некоторые из них уже могут иметь несколько собственных придаточных корней.

В отличие от изученной *N. nidus-avis* (Князев, Князева, 1988; Татаренко, 2002) формирование корневых отпрысков играет важную роль в поддержании популяций *N. asiatica*: количество растений корнеотпрыскового происхождения в нашем материале в несколько раз превышало количество растений семенного происхождения (Виноградова и др., 2006). Однако наш материал позволяет предположить, что в некоторые годы наблюдаются волны семенного возобновления этого вида, и это соотношение может меняться. Партикуляция же, по нашим наблюдениям, напротив, не играет большой роли в поддержании численности популяций *N. asiatica*.

Еще одной необычной особенностью *N. asiatica* является то, что ко времени цветения старые части подземных побегов еще остаются живыми. По нашим наблюдениям и согласно литературным данным (Ziegenspeck, 1936; Татаренко, 2002), у *N. nidus-avis* отмирание корневища происходит быстро и во время цветения только направление роста побега указывает на семенное или вегетативное происхождение экземпляра, так как старая часть корневища разрушается. Ко времени созревания плодов корни и значительная часть корневища полностью отмирают и сохраняется только высохшее основание соцветия. Только в южной части ареала Татаренко (2002) наблюдала повторное цветение некоторых экземпляров.

Аналогично обстоят дела и у ряда других орхидных, например у *C. trifida*. По нашим наблюдениям, нижняя часть побега у нее начинает отмирать не позднее, чем на четвертый год развития (Виноградова, 1999а; Vinogradova, Andronova, 2002). Иногда можно наблюдать небольшие растения со сформированной генеративной почкой и неразрушенной базальной частью протокорма в основании побега. Однако к моменту созревания плодов бóльшая часть побеговой системы разрушается, и только в редких случаях у наиболее крупных растений сохраняются пазушные побеги с генеративными почками, т. е. оба эти вида, как правило, моно- или дикарпичны, у монокарпических экземпляров ко времени созревания плодов корневище отмирает, а у дикарпических — могут сохраняться его части.

Протокормы, а также подземные первичные побеги тех видов, у которых кора этих побегов заселена грибами, также недолговечны. Так, у *Calypso bulbosa* подземные первичные побеги полностью отмирают не позднее чем через два года после образования первого автотрофного побега (Виноградова, Филин, 1993; Vinogradova, Andronova, 2002). Татаренко (1997) отмечала, что у *Gastrodia elata* существует только прирост побега текущего года.

Как мы видим, у *N. asiatica* наблюдается совершенно иная картина. Корневище и корни цветущих экземпляров выглядят абсолютно неповрежденными, и признаков отмирания не отмечено. Как мы уже упоминали, чаще всего (кроме случайно

поврежденных экземпляров) можно даже определить семенное или корнеотпрысковое происхождение экземпляра. Ко времени созревания плодов отмирание корневища также еще не начинается. Особенно удивительно, что у 3 из 6 экземпляров, цветших в предыдущем году, также сохранялся остаток корня, на котором возник корневой отпрыск, правда, у этих растений старые части корневища и корни на этой части (в коре которых запасы крахмала были израсходованы в год цветения) были отмершие и почерневшие. Часть корневища, примыкающая к соцветию, и корни на ней тем не менее оставались живыми.

Мы не можем однозначно интерпретировать этот факт. С одной стороны, можно предположить, что от прорастания семени или образования почки на корне и до цветения проходит не очень большой промежуток времени — возможно, около трех лет. С другой стороны, по всей видимости, скорость разрушения заселенных грибами подземных органов у этого вида меньше, чем у других изученных чисто микосимбиотрофных видов.

Анализ материала позволяет предположить, что некоторые растения могут цвести повторно. При этом у генеративных растений, формирующих новые генеративные почки, не происходит образования адвентивных почек на корнях, что, вероятно, объясняется большими затратами на повторное репродуктивное усилие. У большинства растений после формирования генеративных почек другие пазушные почки растения замедляют свой рост, не образуется и новых пазушных побегов. У растений, цветших в предыдущем году, нет также и значительных запасов крахмала в коре корней. Поэтому нам кажется, что основная часть растений после цветения постепенно отмирает. Одновременно на корнях этих растений формируются корневые отпрыски, и они успевают достичь стадии формирования придаточных корней прежде чем материнское растение погибнет. Т. е. в онтогенезе этого вида в отличие от *N. nidus-avis* и *C. trifida* отчетливо выделяется сенильный период, который продолжается не менее года и на протяжении которого происходит активное развитие корневых отпрысков.

Благодарности

Автор благодарна ученицам биолого-химического класса московской гимназии № 1567 и А. И. Гурьевой, А. В. Дубовицкой, И. А. Заславской, А. А. Мороз, М. Педак и М. Рудых за помощь при обработке материала.

Исследование поддержано Фондом Дж. Д. и К. Т. Макартуров (проект № 04-81313-000GSS).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вахрамеева М. Г., Денисова Л. В., Никитина С. В., Самсонов С. К. Орхидеи нашей страны. М., 1991. 224 с.

Виноградова Т. Н. Ранние стадии развития тайника сердцевидного в природных условиях // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1996. Т. 101. Вып. 4. С. 82—92.

Виноградова Т. Н. Цикл развития и динамика численности *Corallorhiza trifida* Chatel. (*Orchidaceae*) в Мурманской области // Бюл. ГБС. 1999а. С. 73—81.

Виноградова Т. Н. Два сценария развития сеянцев в естественной популяции *Dactylorhiza maculata* (L.) Soo s. l. (*Orchidaceae*) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1999б. Т. 104. Вып. 4. С. 40—45.

Виноградова Т. Н. Морфология и биология некоторых бореальных орхидных (*Orchidaceae* Juss.) на ранних стадиях их развития: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1999в. 24 с.

Виноградова Т. Н. О некоторых тенденциях в морфоэкологической эволюции наземных орхидных на ранних стадиях развития // Бюл. ГБС. 2000а. Вып. 179. С. 77—86.

Виноградова Т. Н. Особенности пространственного распределения протокормов и ювенильных растений в природных популяциях орхидных // Бюл. ГБС. 2000б. Вып. 180. С. 39—46.

Виноградова Т. Н. Смена жизненных форм у некоторых орхидных в ходе онтогенеза // Бюл. ГБС. 2004. Вып. 187. С. 71—77.

Виноградова Т. Н., Филин В. Р. О жизненной форме, протокормах и корневищах *Calypso bulbosa* (L.) Oakes (*Orchidaceae*) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1993. Т. 98. Вып. 2. С. 61—73.

Виноградова Т. Н., Гурьева А. И., Дубовицкая А. В. Необычное вегетативное размножение северных орхидей // Природа. 2006. № 8 (1092). С. 82—83.

Князев М. С., Князева О. И. Особенности развития и возможные методы интродукции гнездовки настоящей на Урале // Интродукция, акклиматизация, охрана и использованис растений. Куйбышев, 1988. С. 80—83.

Селиванов И. А. Микосимбиотрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза. М., 1981. 231 с.

Татаренко И. В. Орхидные России: жизненные формы, биология, вопросы охраны. М., 1996. 208 с.

Татаренко И. В. Биоморфологические особенности *Gastrodia elata* (*Orchidaceae*) // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 7. С. 67—72.

Татаренко И. В. Биоморфологические особенности *Neottia nidus-avis* (*Orchidaceae*). // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 11. С. 60—67.

Champagnat M. Recherches sur à multiplication végétative de *Neottia nidus-avis* Rich // An. Sci. Natur. Sér. 12. 1971. T. 12. N 3. P. 209—247.

Champagnat M., Loiseau M. La differentiation des racines adventives sur le protocorme de *Neottia nidus-avis* Rich // An. Sci. Natur. Ser. 12. 1975. T. 16. N 1. P. 1—16.

Dressler R. L. The *Neottieae* in orchid classification // Lindleyana. 1990. Vol. 5. N 2. P. 102—109.

Irmish T. Beitrage zur Biologie und Morphologie der Orchideen. Leipzig, 1853. 88 S.

McKendrick S. L., Leake J. R., Taylor D. L., Read D. J. Symbiotic germination and development of the myco-heterotrophic plants in nature: ontogeny of *Corallorhiza trifida* and characterization of its mycorrhizal fungi // New Phytol. 2000a. Vol. 145. P. 523—537.

McKendrick S. L., Leake J. R., Taylor D. L., Read D. J. Symbiotic germination and development of the myco-heterotrophic plants in nature: transfer of carbon from ectomycorrhizal *Salix repens* and *Betula pendula* to the orchid *Corallorhiza trifida* through shared hyphal connections // New Phytol. 2000b. Vol. 145. P. 539—548.

McKendrick S. L., Leake J. R., Taylor D. L., Read D. J. Symbiotic germination and development of the myco-heterotrophic orchid *Neottia nidus-avis* in nature and its requirement for locally distributed *Sebasina* ssp. // New Phytol. 2002. Vol. 154. P. 233—247.

Peterson R. L., Currah R. C. Synthesis of mycorrhizae between protocorms of *Goodyera rpens* (*Orchidaceae*) and *Ceratobasidium cereale* // Can. J. Bot. 1990. Vol. 68. P. 1117—1125.

Selosse M.-A., Bauer R., Moyersoen B. Basal hymenomycetes belonging to the *Sebacinaceae* are ectomycorrhizal on temperate decodious trees // New Phytol. 2002. Vol. 155. P. 183—195.

Vinogradova T. N., Andronova E. V. Development of orchid seeds and seedlings // Orchid biology: rewiews and perspectives / Eds J. Arditti, T. Kull. Dordrecht, Boston; London, 2002. Vol. VIII. P. 167—234.

Warcup J. H. Rhizanthella gardneri (*Orchidaceae*), its *Rhizoctonia* endophyte and close association with *Melaleuca uncinata* (*Myrtaceae*) in western Australia // New Phytol. 1985. Vol. 99. P. 273—280.

Ziegenspeck H. Orchidaceae. Lebensgeshichte der Blutenpflanzen Mitteleuropas. Stuttgart, 1936. Bd 1. Abt. 4 840 S.

SUMMARY

Neottia asiatica is a poorly studied species of the Far East and Kamchatka. The studied populations of *N. asiatica* are maintained by both seed, and vegetative (by root suckers) propagation. *N. asiatica* is a mono-dicarpic species. The seed produce per generative shoot is about 4300 seeds. About 7 % seeds in the studied specimens have no embryos. *N. asiatica* is peculiar for its relatively low degree, for an obligate mycosymbiotroph, of mycorrhiza infection (45 % in plants with generative buds and up to 58—67 % in flowering plants) and relatively late (a year after flowering) rhizome dying.

УДК 581.93 + 581.526.33 (470.312)

Бот. журн., 2008 г., т. 93, № 4

© Д. А. Филиппов,[1] М. А. Бойчук[2]

К ФЛОРЕ МХОВ БОЛОТ БАССЕЙНА ОНЕЖСКОГО ОЗЕРА В ПРЕДЕЛАХ ВОЛОГОДСКОЙ ОБЛАСТИ

D. A. PHILIPPOV,[1] M. A. BOYCHUK.[2] ON THE MOSS FLORA IN THE MIRES OF ONEGA LAKE BASIN WITHIN THE VOLOGDA REGION

[1] Вологодский государственный педагогический университет
160035 Вологда, пр. Победы, 37
Факс: (8172) 72-25-50
E-mail: philippov_d@mail.ru
[2] Институт биологии Карельского научного центра РАН
185910 Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11
Факс (8142) 76-98-10
E-mail: boychuk@krc.karelia.ru
Поступила 03.04.2007
Окончательный вариант получен 13.07.2007

Впервые приводится аннотированный список мхов болот бассейна Онежского озера в пределах Вологодской обл., включающий в себя 83 вида из 37 родов и 20 семейств. Дается географическая и экологическая характеристика бриофлоры. Выявлено 7 редких видов, внесенных в Красную книгу Вологодской обл.

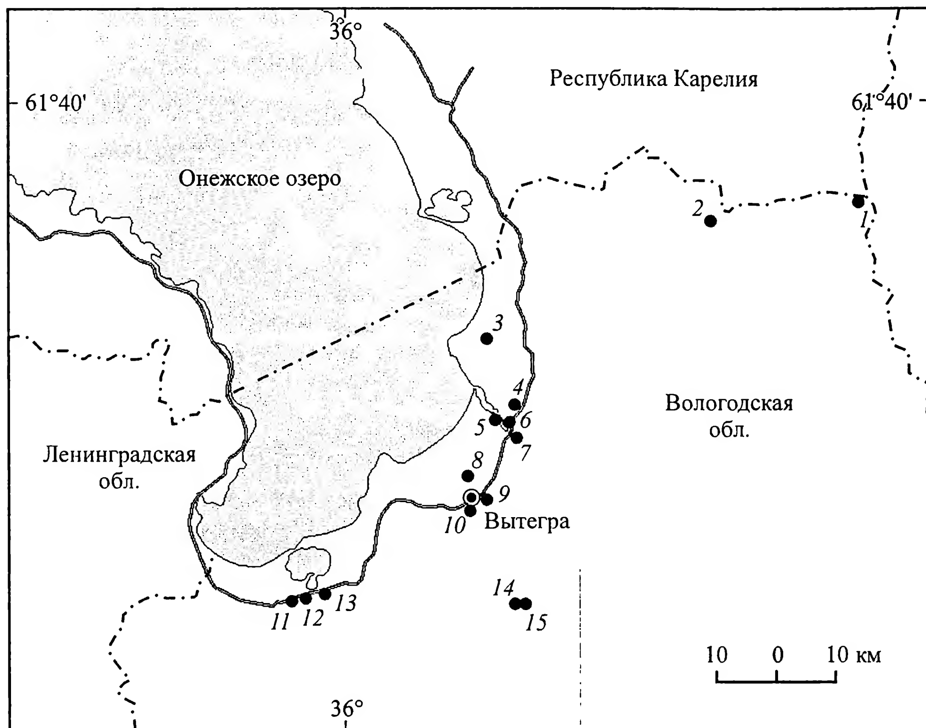
Ключевые слова: бриофлора, болота, бассейн Онежского озера, Вологодская обл.

Территория Вологодской обл. относится к бассейнам 3 морей: Белого — 70 % территории области, Каспийского — 22 %, Балтийского (водосборы озер Онежского и Ладожского) — 8 %. Бассейн Онежского озера, расположенный в северо-западной части области, является единственным из крупных региональных водосборов, имеющих сток в Атлантический океан. Бассейновый подход к исследованию структуры и функционирования экосистем в настоящее время применяется достаточно широко, так как бассейн имеет принадлежность к определенным локализованным участкам земной поверхности, а водосбор является функционально целостным компонентом, в котором замыкаются основные циклы круговоротов вещества и энергии.

В Вологодской обл. болота занимают около 14 % территории (Новиков, Усова, 2000). Мхи являются важными компонентами болотных сообществ, индикаторами экологических условий и торфообразователями. Сведения о мхах болот Вологодской обл. содержатся в ряде публикаций (Zickendrath, 1900; Перфильев, 1914; Корчагин, 1927; Hase, 1928; Леонтьев, 1956; Волкова и др., 1994; Бобров, 2005; Кармазина, 2006, и др.). Флора мхов болот бассейна Онежского озера в пределах Вологодской обл. изучена недостаточно (Антипин и др., 2000; Андреева, 2004; Ahti, Boychuk, 2006).

Материал, методика и объекты исследований

В 2005—2006 гг. Д. А. Филипповым в ходе геоботанического изучения болот Вытегорского района Вологодской обл. была собрана коллекция листостебельных мхов, насчитывающая 650 образцов. Исследовано 13 болот различной площади, типологии и генезиса (см. рисунок, *3—15*). Ниже для каждого болота приводится название, для торфяных месторождений — кадастровый номер и площадь в границах «нулевой» залежи (Торфяной фонд.., 1970), географические координаты, краткая характеристика по особенностям водно-минерального питания. Типы болот-



Картосхема района исследований болот (*1—15*).

ных участков в тексте и списке даются в сокращении: Е — евтрофный, М — мезотрофный, О — олиготрофный. Информация о двух болотах (см. рисунок, *1—2*) приводится по литературным источникам: 1 — Антипин и др., 2000; 2 — Андреева, 2004.

1. Ильинское. 61°30′ с. ш., 37° 46′ в. д. М и МО болотный массив в 5 км юго-восточнее оз. Сойдозеро, вологодская часть водораздела «Атлека» — возвышенности, в пределах которой находится единственная в России тройная точка сочленения водосборных бассейнов Атлантического и Северного Ледовитого океанов и Каспийского моря.

2. Близбелоозерское. 61°28′ с. ш., 37°15′ в. д. М болото в окрестностях оз. Белого.

3. Крестенское (№ 13), 7076 га. 61°16′ с. ш., 36°29′ в. д. Сложная болотная система, из Е, М, МО и О болотных массивов и участков в нижнем течении р. Андома.

4. Шидры. 61°10′ с. ш., 36°34′ в. д. Водораздельный М и МО травяно-сфагновый болотный массив в 17 км северо-восточнее г. Вытегры.

5. Тимховское (№ 28), 643 га. 61°08′ с. ш., 36°30′ в. д. Е травяное болото в пойме р. Палая.

6. Илекса (№ 30), 146 га. 61°08′ с. ш., 36°33′ в. д. Е травяной болотный массив в пойме нижнего течения р. Илекса.

7. Сорожское-Дольное (№ 31), 52 га. 61°07′ с. ш., 36°35′ в. д. Е кустарниково (ивово)-травяное болото с участками напорного питания в пойме р. Поврека.

8. Чунд-ручей (№ 56), 562 га. 61°03′ с. ш., 36°25′ в. д. Е травяное болото с МЕ закустаренными окрайками в пойме р. Чунд-ручей.

9. Гладкое (№ 59), 579 га. 61°00′ с. ш., 36°29′ в. д. Водораздельный О болотный массив с МО облесенными окрайками, 1 км северо-восточнее г. Вытегры.

10. Вытегорское (№ 75), 195 га. 60°59′ с. ш., 36°25′ в. д. МО сосново-кустарничково-сфагновое болото, примыкает к г. Вытегре с запада.

11. Панское. 60°50′ с. ш., 35°49′ в. д. МЕ травяно-моховое болото в пойме р. Панский ручей.

12. Мегрское лесное. 60°50′ с. ш., 35°51′ в. д. О сосново-кустарничково-сфагновый болотный массив, 1 км южнее оз. Панского.

13. Близкедринское, около 2 га. 60°51′ с. ш., 35°55′ в. д. М древесно-травяно-сфагновое болото, 4 км западнее с. Мегорский Погост.

14. Сплавинное, около 0.1 га. 60°50′ с. ш., 36°35′ в. д. МО кустарничково-сфагновая сплавина, 13 км южнее с. Белоусово.

15. Магрское. 60°50′ с. ш., 36°36′ в. д. М и МО облесенное травяно-моховое болото, 13 км южнее с. Белоусово.

Определение мхов выполнено к. б. н. М. А. Бойчук. Образцы хранятся в Гербариях кафедры ботаники Вологодского государственного педуниверситета и Института биологии Карельского НЦ РАН (PTZ). Часть дублетов передана в Гербарии Московского университета (MW) и Петрозаводского гос. университета (PZV).

В результате обработки бриологического материала впервые приводится аннотированный список мхов болот бассейна Онежского озера в пределах границ Вологодской обл. При составлении списка для болот Ильинское (1) и Крестенское (3) учтены неопубликованные материалы геоботанических описаний, а также гербарные сборы, выполненные в 1999 г. сотрудниками Лаборатории болотных экосистем Института биологии КарНЦ РАН В. К. Антипиным и Н. В. Стойкиной. Названия видов даются по «Флоре мхов средней части европейской России» (Игнатов, Игнатова, 2003, 2004). Для каждого вида приводятся номера болот, эколого-ценотическая характеристика, частота встречаемости (ОР — очень редко, Р — редко, Сп — спорадически, Ч — часто, ОЧ — очень часто), балл «верности» (I—V) болотным местообитаниям (Боч, Смагин, 1993; Кузнецов, Максимов, 2005). Для редких видов Вологодской обл. указывается их статус по «Красной книге...» (Андреева, 2004).

Результаты и обсуждение

Приводим аннотированный список листостебельных мхов болот бассейна Онежского оз. в пределах Вологодской обл.:

Aulacomnium palustre (Hedw.) Schwaegr. — 1, 3, 4, 6—13, 15. На кочках Е, М и О болот. ОЧ. IV.

Brachythecium rivulare B. S. G. — 1, 11. На приствольных повышениях по заболоченному берегу ручья. Р. II.

B. salebrosum (Web. et Mohr) B. S. G. — 5. На гнилой древесине по окрайке МЕ болота. Р. II.

Bryum pseudotriquetrum (Hedw.) Gaertn. — 1, 8, 11. В межкочьях облесенных МЕ и Е ключевых болот. Сп. IV.

Calliergon cordifolium (Hedw.) Kindb. — 3—8, 10—12. В мочажинах и межкочьях Е и МЕ болот. ОЧ. IV.

C. giganteum (Shimp.) Kindb. — 6, 8, 13. В межкочьях облесенных осоковых Е и МЕ болот. Сп. IV.

C. megalophyllum Mikut. — 8. В зарослях тростника на Е пойменном болоте. Р. IV.

Callicladium haldanianum (Grev.) Crum — 5, 7, 11. В основаниях ив на закустаренных Е и МЕ болотах. Сп. I.

Calliergonella cuspidata (Hedw.) Loeske — 5—8, 11, 13. В межкочьях и мочажинах Е и МЕ болот. ОЧ. III.

C. lindbergii (Mitt.) Hedenaes — 6, 11. На кочках по берегам небольших болотных речек. Сп. II.

Campylium stellatum (Hedw.) C. Jens. — 6, 7. В межкочьях МЕ болот. Сп. IV.

C. stellatum var. *protensum* (Brid.) C. Jens. — 5. В межкочьях МЕ болот. Сп. IV.

Ceratodon purpureus (Hedw.) Brid. — 8. На торфяных обнажениях после гари по окрайке МЕ болота. Р. I.

Climacium dendroides (Hedw.) Web. et Mohr. — 3, 5—12. На кочках по облесенным окрайкам Е, МЕ и М болот. ОЧ. II.

Dicranum bergeri Bland. — 3. На приствольных повышениях сосны на окрайках М болот, на кочках МО болот. Р. III.

D. fuscescens Turn. — 4. На гнилых пнях на облесенных окрайках М болот. Сп. II.

D. montanum Hedw. — 3, 5, 6, 8. В основании стволов по облесенным окрайкам Е и М болот. Сп. II.

D. polysetum Sw. — 7, 12, 15. На кочках и приствольных повышениях облесенных МЕ и М окраек болот. Сп. II.

D. scoparium Hedw. — 5—7, 9, 10. На кочках и приствольных повышениях облесенных М и О болот. Ч. II.

Drepanocladus aduncus (Hedw.) Warnst. — 6—8, 11. В межкочьях Е и МЕ болот. Ч. IV.

D. polygamus (B. S. G.) Hedenaes — 3, 5, 6, 8. В межкочьях МЕ и М болот. Сп. IV.

Funaria hygrometrica Hedw. — 8. На обнажениях торфа близ гари по окрайке МЕ болота. Р. I.

Hamatocaulis vernicosus (Mitt.) Hedenaes — 6, 8. В межкочьях Е и МЕ болот. Сп. IV.

Helodium blandowii (Web. et Mohr) Warnst. — 4, 6, 9, 13. На кочках М болот. Ч. V.

Hylocomium splendens (Hedw.) B. S. G. — 3, 9, 12. На кочках и приствольных повышениях М и МО болот. Ч. II.

Limprichtia cossonii (Schimp.) Anderson — 7. На коврах Е ключевых болот. Р. IV.

Paludella squarrosa (Hedw.) Brid. — 1, 6, 7. На коврах Е ключевых болот. Сп. IV.

Philonotis caespitosa Jur. — 3. По заболоченному берегу реки. Р. II.

Plagiomnium cuspidatum (Hedw.) T. Kop. — 8. На кочках закустаренных или облесенных окраек Е и МЕ болот. Сп. II.

P. ellipticum (Brid.) T. Kop. — 5—8. В межкочьях Е ключевых и МЕ болот. Ч. IV.

Plagiothecium denticulatum (Hedw.) B. S. G. — 3. На приствольных повышениях по облесенной М окрайке болота. Р. II.

P. laetum B. S. G. — 5. На приствольных повышениях по облесенной окрайке МЕ болот. Р. I.

Pleurozium schreberi (Brid.) Mitt. — 3—7, 9, 10, 12, 15. На кочках облесенных М и О болот. Ч. II.

Pohlia nutans (Hedw.) Lindb. — 3—5, 9, 10, 15. На кочках М и О болот. Ч. II.

Polytrichum commune Hedw. — 3—6, 12. На кочках по облесенным М окрайкам болот. Сп. II.

P. juniperinum Hedw. — 6, 12. На сухих кочках по М окрайкам болот. Сп. I.

P. strictum Brid. — 1, 3—5, 7, 9, 10, 12, 14, 15. На кочках М, МО и О болот. ОЧ. IV.

P. swartzii Hartm. — 11. На кочках облесенных МЕ болот. Р. II.

Pseudobryum cinclidioides (Hueb.) T. Kop. — 3. В межкочьях М и МЕ болот. Сп. IV.

Ptilium crista-castrensis (Hedw.) De Not. — 3, 12. На кочках по заболоченным сосновым МО окрайкам. Сп. I.

Pylaisia polyantha (Hedw.) B. S. G. — 7. На стволах ив по закустаренным МЕ болотам. Сп. I.

Rhizomnium pseudopunctatum (Bruch et Schimp.) T. Kop. — 6, 12. В межкочьях на окраинах М и МЕ болот. Сп. IV.

Rhytidiadelphus subpinnatus (Lindb.) T. Kop. — 6. На коврах по облесенным МЕ окрайкам болот. Р. II.

R. triquetrus (Hedw.) Warnst. — 7, 11. На кочках по облесенным окрайкам МЕ и М болот. Сп. I.

Sanionia uncinata (Hedw.) Loeske — 3, 6, 9, 11, 12. На коре и гнилой древесине по окрайкам Е, М и О болот. Ч. II.

Sciurohypnum oedipodium (Mitt.) Ignatov et Huttunen — 5. На приствольных кочках облесенных Е и МЕ болот. Р. II.

Scorpidium scorpioides (Hedw.) Limpr. — 6. В мочажинах и западинах Е пойменных болот. Р. IV.

Sphagnum angustifolium (C. Jens. ex Russ.) C. Jens. — 1, 3, 7, 9—12, 14, 15. На кочках и коврах облесенных и открытых О, М и Е болот. ОЧ. IV.

S. aongstroemii C. Hartm. — 2. На окраинах М болот, в заболоченных сосняках. ОР. IV. Уязвимый вид 2/EN.

S. balticum (Russ.) Russ. ex C. Jens. — 1, 3, 9, 15. В мочажинах О и МО болот. Ч. V.

S. capillifolium (Ehrh.) Hedw. — 15. На кочках и коврах облесенных О и МО болот. Р. III.

S. centrale C. Jens. — 3—6, 8—13. На кочках и коврах Е и МЕ болот. ОЧ. IV.

S. contortum K. F. Schultz — 6, 8, 13. В мочажинах и межкочьях Е и МЕ болот. Сп. V.

S. cuspidatum Ehrh. ex Hoffm. — 3, 6. В мочажинах О, изредка в межкочьях М болот. Сп. IV.

S. fallax (Klinggr.) Klinggr. — 1, 3, 4, 10, 11, 14, 15. На коврах открытых М и облесенных МО болот. Ч. IV.

S. fimbriatum Wils. — 3. На коврах облесенных М окраек болот. ОР. III.

S. flexuosum Dozy et Molk. — 4—6. На коврах МЕ, М и МО болот. Сп. V.

S. fuscum (Schimp.) Klinggr. — 1, 3, 7, 9, 10, 12, 14, 15. На кочках открытых и облесенных О, реже МО болот. ОЧ. V.

S. girgensohnii Russ. — 3, 5, 6, 9, 10. По МЕ и М облесенным окрайкам болот. Ч. III.

S. inundatum Russ. — 13. На невысоких осоково-сфагновых кочках М и МЕ болот. ОР. IV. Вид с неопределенным статусом 4/DD.

S. jensenii H. Lindb. — 1. Мочажины М болот. Р. V.

S. lindbergii Schimp. ex Lindb. — 2, 3. В осоково-шейхцериево-сфагновых мочажинах О болот. Р. V. Уязвимый вид 2/VU.

S. magellanicum Brid. — 1, 3, 4, 6, 9, 10, 12, 14, 15. На кочках и коврах М, МО и О болот. ОЧ. IV.

S. majus (Russ.) C. Jens. — 1, 3. В мочажинах МО и О болот. Р. V.

S. obtusum Warnst. — 3, 5, 6, 11, 13. На коврах и в мочажинах МЕ и М болот. Сп. V.

S. palustre L. — 2. В заболоченных березняках, сосняках и черноольшаниках, на Е и М болотах. ОР. III. Редкий вид, требующий внимания 3/LC.

S. papillosum Lindb. — 1, 3. На коврах М болот. Р. V.

S. platyphyllum (Lindb. ex Braithw.) Warnst. — 3, 6. В мочажинах осоково-сфагновых МЕ болот. Р. IV. «Вид-претендент» 4(I), DD.

S. pulchrum (Lindb. ex Braithw.) Warnst. — 2. В мочажинах М болот, по окрайкам О болот. ОР. V. Редкий вид, требующий внимания 3/LC.

S. riparium Aongstr. — 3—5, 11, 12, 14. На сплавинах по берегам болотных озер, в мочажинах М болот. Ч. IV.

S. rubellum Wils. — 9. По краям мочажин МО болот. ОР. V.

S. russowii Warnst. — 3, 4, 6, 9—12, 14, 15. По облесенным окрайкам М и по кочкам О болот. ОЧ. III.

S. squarrosum Crome — 3—6, 8—12. На кочках и коврах облесенных МЕ и М болот. Ч. IV.

S. subsecundum Nees ex Sturm — 3, 5, 6, 8, 9, 11. В межкочьях и мочажинах Е, МЕ и М болот. Сп. IV. «Вид-претендент» 4(I), DD.

S. teres (Schimp.) Aongstr. ex Hartm. — 7, 8, 13. На коврах Е ключевых и МЕ болот. Р. IV.

S. warnstorfii Russ. — 1, 6—9, 13. На коврах и кочках открытых и облесенных Е ключевых, МЕ и М болот. Ч. IV.

S. wulfianum Girg. — 4, 10. На кочках облесенных М и МО болот. Р. III.

Straminergon stramineum (Dicks. ex Brid.) Hedenaes — 1, 3, 4, 9, 12—15. На кочках и коврах М и О болот. ОЧ. IV.

Tetraphis pellucida Hedw. — 4, 5, 12, 15. На гнилой древесине по облесенным окрайкам М и О болот. Сп. I.

Thuidium recognitum (Hedw.) Lindb. — 9. На ковре по облесенной окрайке МО болота. Р. II.

Tomentypnum nitens (Hedw.) Loeske — 1, 7, 9. На коврах облесенных Е ключевых и МЕ болот. Сп. IV.

Warnstorfia exannulata (B. S. G.) Loeske — 3—5, 9, 10. В межкочьях М болот. Сп. IV.

W. fluitans (Hedw.) Loeske — 3—6, 9. В мочажинах МЕ и М болот. Ч. IV.

W. procera (Ren. et H. Arnell) Tuom. — 3, 5, 13. В мочажинах МЕ болот. Р. IV.

На болотах бассейна Онежского озера в границах Вологодской обл. обнаружено 83 вида листостебельных мхов, относящихся к 37 родам, 20 семействам, 2 классам (*Sphagnopsida*, *Bryopsida*). Это составляет третью часть флоры мхов Вологодской обл. Впервые для бриофлоры области приводятся *Philonotis caespitosa* и *Warnstorfia procera*. Находка *Calliergon megalophyllum* является второй на территории области, ранее этот вид отмечался для осочников Дарвинского заповедника (Бобров, 2005).

В целом бриофлора болот Вологодской обл., с учетом приведенных и литературных данных (Волкова и др., 1994; Бобров, 2005; Кармазина, 2006), насчитывает 96 видов.

В изученной бриофлоре ведущими семействами являются *Sphagnaceae* (30 видов); *Calliergonaceae* (7); *Pylaisiaceae* (6); *Dicranaceae*, *Mniaceae* (по 5); *Amblystegiaceae*, *Hylocomiaceae*, *Polytrichaceae* (по 4); *Brachytheciaceae*, *Scorpidiaceae* (по 3). На долю десяти ведущих семейств приходится 71 вид (86 %). Два семейства (*Plagiotheciaceae*, *Thuidiaceae*) содержат по 2 вида. Восемь семейств являются одновидовыми. Наибольшее число родов содержат семейства: *Pylaisiacea* (5 родов); *Mniaceae* (4); *Amblystegiaceae*, *Calliergonaceae*, *Hylocomiaceae*,

Scorpidiaceae (по 3); *Brachytheciaceae*, *Thuidiaceae* (по 2). Однородовых семейств — 12.

Среди ведущих родов главенствует *Sphagnum* (30 видов). Все виды сфагновых мхов имеют высокий балл верности болотам (III—V). Заметное положение в родовом спектре занимают *Dicranum* (5 видов) и *Polytrichum* (4). В число ведущих вошли также роды *Calliergon*, *Warnstorfia* (по 3 вида); *Calliergonella*, *Drepanocladus*, *Plagiomnium*, *Plagiothecium*, *Rhytidiadelphus*, *Brachythecium* (по 2 вида). Значительно количество родов с одним видом (26).

Для проведения географического анализа использовались литературные данные о распространении видов мхов (Белкина и др., 1991; Шубина, Железнова, 2002, и др.). Первое место в исследуемой бриофлоре занимают виды бореального элемента (68 видов, 82 %). Они встречаются на болотах всех типов, играя наиболее существенную роль в формировании их растительного покрова. Гипоарктогорный элемент представлен 6 видами (*Campylium stellatum*, *Helodium blandowii*, *Paludella squarrosa*, *Pseudobryum cinclidioides*, *Rhizomnium pseudopunctatum*, *Tomentypnum nitens*), гипоарктический — 5 (*Sphagnum aongstroemii*, *S. jensenii*, *S. lindbergii*, *Polytrichum swartzii*, *Calliergon megalophyllum*), неморальный — 2 (*Pylaisia polyantha*, *Plagiomnium cuspidatum*). Присутствие на болотах *Ceratodon purpureus* и *Funaria higrometrica* связано с наличием нарушенных мест (гари, обнажения торфа). Почти все виды мхов (81, или 98 %) имеют циркумполярное распространение. Два редких вида (*Sphagnum inundatum* и *S. pulchrum*) характеризуются приатлантическим ареалом.

В составе бриофлоры преобладают «верные» болотным биотопам виды (баллы III—V), формирующие флороценотический комплекс болот и насчитывающие 55 видов (66 %). Значительна доля индифферентных видов — 23 %, а случайных, нехарактерных для болот, всего 11 %. Это свидетельствует о большей специфике бриофлоры болот по сравнению с флорой сосудистых растений, где верные виды составляют для территории Вологодской обл. всего 39.5 %. Сходные данные, отражающие преобладание истинно болотных видов, отмечены и для болотных бриофлор других регионов (Боч, Смагин, 1993; Кузнецов, Максимов, 2005).

Разнообразие условий обитаний (особенности микро- и мезорельефа, водно-минерального питания) находит отражение в экологической структуре бриофлоры. В исследуемой бриофлоре представлен весь спектр от гидрофитов до мезофитов с закономерным преобладанием гигрофитов (28 видов, 34 %). Мезофиты и гигромезофиты насчитывают по 14 видов, из которых бо́льшая часть (24 вида) относится к группе факультативных болотных видов. Гидрогигро- (10 видов), гигрогидро- (14) и гидрофиты (3) представлены исключительно видами с высоким баллом верности. Таким образом, при соотнесении экологической структуры бриофлоры и степени верности болотным экотопам выявилась тенденция уменьшения количества случайных и индифферентных видов при увеличении верных болотам видов в ряду «мезофиты — гидрофиты».

На болотах вологодского Прионежья выделены 6 экологически разнородных типов болотных участков, значительно различающихся по составу бриофлоры: 1 — открытые и облесенные О сфагновые (9 видов мхов); 2 — М и МО травяно-сфагновые (20); 3 — М и МЕ древесно-травяно-моховые (8); 4 — Е и МЕ травяные и травяно-гипновые (34); 5 — Е древесно-травяно-моховые (11); 6 — антропогенно нарушенные (2). Сфагновые О болотные участки наиболее широко распространены по территории области. Несмотря на бедность бриофлоры данных участков, сфагновые мхи на них выступают в роли доминантов и эдификаторов растительного покрова. Наибольшим видовым богатством мхов характеризуются Е и МЕ болот-

ные участки, что обусловлено разнообразием типов водно-минерального питания. При этом следует отметить, что на заливаемых Е и МЕ травяно-гипновых и травяных участках фитоценотическая значимость мхов невелика (среднее проективное покрытие мхов в сообществе 5—10 %), что связано с ежегодными и сезонными колебаниями уровня грунтовых и полых вод.

По частоте встречаемости виды листостебельных мхов исследуемой болотной бриофлоры распределились следующим образом: очень часто — 11 видов (13 %), часто — 15 (18 %), спорадически — 27 (33 %), редко — 24 (29 %), очень редко — 6 (7 %). К «верным» видам болотных местообитаний, обнаруженным нами один или два раза, относятся *Sphagnum capillifolium*, *S. fimbriatum*, *S. platyphyllum*, *S. papillosum*, *S. rubellum*, *Calliergon megalophyllum*, *Dicranum bergerii*, *Warnstorfia procera*. На данной территории отмечено произрастание 5 видов (*Sphagnum aongstroemii*, *S. inundatum*, *S. lindbergii*, *S. palustre*, *S. pulchrum*), внесенных в основной список «Красной книги Вологодской области» (Андреева, 2004). В результате наших исследований выявлены новые местонахождения в области для *Sphagnum inundatum*, *S. lindbergii* и для двух «видов-претендентов» (*S. platyphyllum* и *S. subsecundum*), требующих дальнейшего изучения и биологического контроля.

Благодарности

Авторы выражают глубокую признательность сотрудникам Института биологии КарНЦ РАН: О. Л. Кузнецову — за ценные консультации, А. И. Максимову — за критическую проверку некоторых образцов сфагновых мхов, В. К. Антипину — за предоставление фондовых материалов, П. Н. Токареву — за оформление карты.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андреева Е. Н. Мохообразные — *Bryophytes* // Красная книга Вологодской области. Растения и грибы. Вологда, 2004. Т. 2. С. 242—276.

Антипин В. К., Бойчук М. А., Стойкина Н. В. Болотные экосистемы // Великий Андомский водораздел. Петрозаводск, 2000. С. 31—35.

Белкина О. Л., Константинова Н. А., Костина В. А. Флора высших растений Ловозерских гор (сосудистые и мохообразные). СПб., 1991. 205 с.

Бобров А. А. Флора бобровых прудов Дарвинского заповедника // Влияние речного бобра на экосистемы малых рек. М., 2005. С. 75—117.

Боч М. С., Смагин В. А. Флора и растительность болот Северо-Запада России и принципы их охраны // Тр. Бот. ин-та им. В. Л. Комарова. СПб., 1993. Вып. 7. 223 с.

Волкова Л. А., Жукова А. Л., Потемкин А. Д., Немцева Н. Д. Мохообразные Дарвинского государственного заповедника // Флора и растительность Тверской области. Тверь, 1994. С. 13-–24.

Игнатов М. С., Игнатова Е. А. Флора мхов средней части Европейской России. *Sphagnaceae — Hedwigiaceae*. М., 2003. Т. 1. С. 1—608.

Игнатов М. С., Игнатова Е. А. Флора мхов средней части Европейской России. *Fontinalaceae — Amblystegiaceae*. М., 2004. Т. 2. С. 609—944.

Кармазина Е. В. Бриофлора болот национального парка «Русский Север» (Вологодская область) // Болотные экосистемы севера Европы: разнообразие, динамика, углеродный баланс, ресурсы и охрана. Петрозаводск, 2006. С. 111—120.

Корчагин А. А. К бриофлоре Вологодской губернии. *Sphagnaceae* // Журн. русск. бот. об-ва. 1927. Т. 12. № 4. С. 389—416.

Кузнецов О. Л., Максимов А. И. Парциальные бриофлоры болот Карелии // Тр. КарНЦ РАН. Биоразнообразие, динамика и ресурсы болотных экосистем Восточной Фенноскандии. Петрозаводск, 2005. Вып. 8. С. 15—46.

Леонтьев А. М. К экологии сфагновых мхов на северо-западных берегах Рыбинского водохранилища // Тр. Дарвинск. гос. заповедника. Вологда, 1956. Вып. 3. С. 3—26.

Новиков С. М., Усова Л. И. Новые данные о площади болот и запасах торфа на территории России // Динамика болотных экосистем северной Евразии в голоцене. Петрозаводск, 2000. С. 49—52.

Перфильев И. А. Список мхов, собранных в Вологодской губ. и определенных проф. Бротерусом // Тр. Бот. сада Имп. Юрьевского ун-та. Юрьев, 1914. Т. 14. Вып. 4. С. 295—300.

Торфяной фонд РСФСР. Вологодская область. М., 1970. LIV + 617 с.

Шубина Т. П., Железнова Г. В. Листостебельные мхи равнинной части средней тайги европейского Северо-Востока. Екатеринбург, 2002. 157 с.

Ahti T., Boychuk M. The botanical journeys of A. K Cajander and J. I. Lindroth to Karelia and Onega River in 1898 and 1899, with a list of their bryophyte and lichen collections // Norrlinia. 2006. N 14. P. 1—65.

Hase O. Zur Verbreitung der Moose in der Sphagnum-Mooren des Gouvernements Wologda der U.S.S.R. // Botaniska Notiser. Lund, 1928. S. 323—326.

Zickendrath E. Beitrage zur Kenntnis der Moosflora Russlands. 2 // Bull. de le Soc. imp. des Nat. Moscou, 1900. Bd 14. N 3. S. 241—366.

SUMMARY

The first annotated list of the mosses in the mires of Onega Lake basin (within the Vologda Region) is given. It includes 83 species of 37 genera and 20 families, that is about 33 % of the regional moss flora. Two species (*Philonotis caespitosa* and *Warnstorfia procera*) are new the regional moss flora. The taxonomical, geographical, ecological and coenotic structures of the studied bryoflora are analyzed. Seven moss species are listed in the Red Data Book of the Vologda Region. The bryoflora of the Vologda Region mires currently comprises 96 species, inclusive of published data.

УДК 581.526.426.2 (470.22) Бот. журн., 2008 г., т. 93, № 4

© И. Б. Кучеров,[1] С. А. Кутенков,[2] А. И. Максимов,[2] Т. А. Максимова[2]

ЗАБОЛОЧЕННЫЕ СОСНОВЫЕ ЛЕСА ЗАПОВЕДНИКА «КИВАЧ» (КАРЕЛИЯ)

I. B. KUCHEROV, S. A. KUTENKOV, A. I. MAKSIMOV, T. A. MAKSIMOVA. MOIST PINE FORESTS OF KIVACH RESERVE (KARELIA)

[1] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
[2] Институт биологии КарНЦ РАН
Петрозаводск
Поступила 11.01.2007

В результате обработки 76 геоботанических описаний с территории заповедника «Кивач» (Карелия), методом доминантно-флористической классификации выделено 8 синтаксонов заболоченных сосновых лесов — 5 ассоциаций с 4 субассоциациями и 2 вариантами. Еще 3 ассоциации представлены малым числом описаний либо отмечены в сопредельных регионах Карелии. Анализируются экологическая приуроченность и географическое распространение выделенных синтаксонов, дано их сравнение с единицами флористической классификации растительности по Браун-Бланке и лесотипологическими единицами, выделенными «перекрестным» методом.

Ключевые слова: заболоченные сосновые леса, средняя тайга, Карелия, классификация растительности.

Сообщества заболоченных лесов почти повсеместно изучены недостаточно детально; не все их разнообразие выявлено полностью. Настоящая статья посвящена классификации заболоченных сосняков Заонежской Карелии. Этим продолжена публикация материалов по классификации лесной растительности данного среднетаежного региона; в предыдущей статье рассмотрены незаболоченные сосновые леса (Кучеров и др., 2007).

В основу работы положено 76 геоботанических описаний, выполненных на территории заповедника «Кивач», эталонной в масштабах Заонежья в целом (Кучеров и др., 2006, 2007), в 1996—2004 гг. И. Б. Кучеровым и С. А. Кутенковым. Сбо-

ры мохообразных к описаниям определили А. И. Максимов и Т. А. Максимова. Как и в предыдущей публикации (см. выше), классификация растительности выполнена с помощью доминантно-флористического метода, с уточнением объема синтаксонов, выделенных по доминантам, с помощью детерминантных групп экологически близких видов и проверкой флористической однородности выделенных единиц в объеме каждой из групп с помощью критерия Кокрена (Василевич, 1995, и др.). Выделенные синтаксоны сведены в фитоценотическую таблицу. В тексте при характеристике детерминантных групп видов использованы эколого-ценотические группы, выделенные В. Д. Лопатиным с соавт. (Лопатин и др., 1985). Материалы частично опубликованы ранее (Кутенков, 2006, и др.) в контексте рассмотрения заболоченных лесов средней тайги всей Карелии и с использованием иного алгоритма классификации — «перекрестного метода», принятого в лесной типологии и биогеоценологии (Дыренков, 1973; Федорчук, Дыренков, 1975; Дыренков, Лешок, 1988). Сравнение результатов двух классификаций приводится ниже при обсуждении конкретных синтаксонов.

Первые 2 ассоциации, формирующие группу ассоциаций сфагново-долгомошных сосняков, соответствуют начальным этапам заболачивания и развиваются на стыке лесных и болотных ландшафтов. Для мохового покрова этих лесов характерно совместное господство *Polytrichum commune,*[1] сфагновых и таежно-лесных зеленых (*Pleurozium schreberi, Hylocomium splendens*) мхов. Покрытие *P. commune* редко превышает 30 %. Подлесок нехарактерен; в его составе лишь изредка присутствуют *Juniperus communis, Sorbus aucuparia* и *Salix aurita*. Дифференциация группы ассоциаций в целом негативна (см. таблицу), так как не выявлются виды, которые находили бы свой ценотический оптимум в условиях экотона между зеленомошными и сфагновыми лесами (Василевич, Бибикова, 2004).

1. Сосняк сфагново-долгомошный скальный (Sphagno russowii-Pinetum). Небольшие по площади (до 25—400 м^2) участки сообществ этого синтаксона приурочены к замкнутым понижениям на вершинах и ложбинам в верхней части склонов сельг, всегда в непосредственном контакте с сосняками лишайниковыми скальными, занимающими более возвышенные элементы сельгового рельефа. В сомкнутом моховом покрове наряду с *Polytrichum commune* и *Pleurozium schreberi* доминирует *Sphagnum russowii* (реже *S. capillifolium*), создающий характерный красный аспект. Древостой разрежен; сомкнутость его 0.2—0.3 при высоте 15—17 м. Второй ярус из *Picea* × *fennica* также имеет сомкнутость 0.2 (0.5) при высоте 4—8 м; рост ели заторможен. Покрытие елового подроста варьирует от 5 до 50 %, высота — 1.5—2.5 м. В составе древостоя и подроста типична примесь *Betula pendula*. Покрытие травяно-кустарничкового покрова составляет 40—80 %; господствуют *Vaccinium myrtillus* и *V. vitis-idaea* при участии *Carex globularis*. Детерминантными видами синтаксона, кроме *Betula pendula,* служат мезопсихрофиты — *Calluna vulgaris, Polytrichum juniperinum,* лишайники из рода *Cladina* (см. таблицу). Все эти виды приурочены к повышениям скального нанорельефа. Почвы торфянисто-грубогумусные (Чертов, 1974); мощность органогенного горизонта обычно не более 15 (иногда 25—30) см. Периодичность пожаров, видимо, аналогична таковой для других типов леса сельгового комплекса: в среднем 1 раз в 200 лет (Громцев, 1993).

О распространении этой ассоциации почти ничего не известно. Скорее всего, помимо Заонежья, она может встречаться и в сельговых ландшафтах Юго-Запад-

[1] Номенклатура сосудистых растений приводится по сводке С. К. Черепанова (1995), листостебельных мхов — по М. С. Игнатову и О. М. Афониной (Ignatov, Afonina, 1992), лишайников — по O. Vitikainen, T. Ahti и др. (Vitikainen et al., 1997).

Фитоценотическая характеристика заболоченных сосновых лесов заповедника «Кивач»

Названия видов	Синтаксоны															
	1		2		3		4		5		6		7		8	
Число описаний	6		12		6		6		10		12		7		17	
Сомкнутость крон и высота:																
1-го яруса древостоя	0.3	17	0.5	20	0.5	21	0.5	22	0.6	16	0.5	15	0.3	15	0.3	14
2-го яруса древостоя	0.2	6	0.2	9	—	—	—	—	—	—	—	—	0.2	8	0.1	7
Общее покрытие, %:																
подроста и подлеска	16		12		10		8		6		5		19		11	
травяного яруса	52		70		79		79		68		73		74		72	
мхов и лишайников	98		94		92		92		90		99		95		99	
Мощность торфа, см	15		25		14		28		56		50		>50		>50	
1-й ярус древостоя																
Pinus sylvestris	24	100	35	100	29	100	29	100	32	100	36	100	28	100	31	100
Betula pubescens			2	42	4	67	8	67	25	100	4	58	3	57	1	24
Picea × fennica	2	33	6	67	12	83	7	83	1	10	1	33	3	57		12
Populus tremula		17		33	1	17	2	50		20						
Betula pendula		33	1	17												
2-й ярус древостоя																
Betula pubescens	1	33	15	67	8	17	1	17	3	10	12	33	1	86	4	35
Picea × fennica	12	83	2	33	1	17	1	17		20		8	10	57	1	29
Pinus sylvestris		17	1	17									5	29	3	29
Alnus incana		17				17			1	10				29		
Betula pendula	2	67														
Salix caprea		33		8		17										
Подрост и подлесок																
Betula pendula		83		8		17										
Salix aurita	3	33	2	25		83	1	83	1	60	1	17	7	43		12
S. myrsinifolia								83		30						
Picea × fennica	9	100	1	42	4	100	5	83	4	100	2	67	11	86	1	71

Продолжение таблицы

Названия видов	Синтаксоны															
	1		2		3		4		5		6		7		8	
Число описаний	6		12		6		6		10		12		7		17	
Сомкнутость крон и высота:																
1-го яруса древостоя	0.3	17	0.5	20	0.5	21	0.5	22	0.6	16	0.5	15	0.3	15	0.3	14
2-го яруса древостоя	0.2	6	0.2	9	—	—	—	—	—	—	—	—	0.2	8	0.1	7
Общее покрытие, %:																
подроста и подлеска	16		12		10		8		6		5		19		11	
травяного яруса	52		70		79		79		68		73		74		72	
мхов и лишайников	98		94		92		92		90		99		95		99	
Мощность торфа, см	15		25		14		28		56		50		>50		>50	
Betula pubescens		17	4	67	1	83		50	1	70	1	92	1	57	1	71
Sorbus aucuparia	1	100	1	67	2	100		50		30		25		29		
Pinus sylvestris	1	33	3	17		33		17		20	1	67		29	6	65
Juniperus communis	1	50		25		83		67		10		8				
Populus tremula		33		50		50				20		17				
Rosa acicularis		17			1	100		33		20		25				
Alnus incana		17		17		67	1	50		10			1	29		
Salix caprea		67		8		50				10		17				
Травяно-кустарничковый ярус																
Calamagrostis arundinacea		50		33	1	83										
Avenella flexuosa	1	67		25	1	83				10		17		14		6
Chamaedaphne calyculata			1	83		33			1	90	8	100	13	100	16	100
Ledum palustre			20	92		33		17	2	50	10	92	21	100	20	100
Equisetum sylvaticum			7	50	46	100	23	100	22	80	12	92	7	57	2	47
Vaccinium uliginosum			1	42						10	1	25		43	1	35
Dryopteris carthusiana						83		17		20				14		
Rubus saxatilis		17			2	83				10						
Cirsium heterophyllum					1	67		17								

Convallaria majalis		17		8		50										
Solidago virgaurea						50						8				
Geranium sylvaticum						50										
Maianthemum bifolium				8	5	100		83	1	40						
Gymnocarpium dryopteris		17				50		17								
Carex vaginata						33		33					1	14		
Angelica sylvestris						50		17								
Linnaea borealis				8		33								14		
Calamagrostis phragmitoides				8	1	67	37	100	20	90	3	17		14		
Rubus arcticus				8	1	50	1	100	1	40						
Equisetum palustre				8		17	3	67		10		8		14		
Petasites frigidus							1	67								
Equisetum fluviatile						17	19	50	6	70		17		14		12
Comarum palustre							2	50	7	90	1	8				
Carex chordorrhiza				8					1	60	1	33				6
Menyanthes trifoliata									8	70	2	25			1	6
Carex rostrata				8					2	30		8		14	1	12
C. canescens							1	33	2	50						
Eriophorum vaginatum			3	17				17	2	60	14	92	12	86	14	100
Oxycoccus palustris									2	50	5	100		14	5	94
Rubus chamaemorus				25					2	20	2	25	7	71	10	65
Drosera rotundifolia														43		41
Andromeda polifolia										10		17		14	2	94
Betula nana												25			6	76
Carex pauciflora												8	1	14	3	71
Vaccinium myrtillus	22	100	25	100	13	100		50	1	100	7	92	9	100	5	82
V. vitis-idaea	16	100	14	100	7	100	2	100	3	100	3	83	6	86	1	65
Carex globularis	3	50	13	92	8	100		83	3	50	13	92	7	71	3	53
Melampyrum pratense	3	83	1	75		17			1	40		50		29		41
Trientalis europaea	1	50		25	2	100		100	1	40		25		14		
Dactylorhiza maculata				8		50		33		40		58		14		29
Orthilia secunda		17	1	25	1	67		50		30		8				
Luzula pilosa		83		25		83								14		

Продолжение таблицы

Названия видов	Синтаксоны															
	1		2		3		4		5		6		7		8	
Число описаний	6		12		6		6		10		12		7		17	
Сомкнутость крон и высота:																
1-го яруса древостоя	0.3	17	0.5	20	0.5	21	0.5	22	0.6	16	0.5	15	0.3	15	0.3	14
2-го яруса древостоя	0.2	6	0.2	9	—	—	—	—	—	—	—	—	0.2	8	0.1	7
Общее покрытие, %:																
подроста и подлеска	16		12		10		8		6		5		19		11	
травяного яруса	52		70		79		79		68		73		74		72	
мхов и лишайников	98		94		92		92		90		99		95		99	
Мощность торфа, см	15		25		14		28		56		50		>50		>50	
Calluna vulgaris	4	83		17		17						17				12
Chamaenerion angustifolium		17		25		83		33								6
Carex lasiocarpa								17	1	30	3	25	2	14	1	12
Melampyrum sylvaticum s. l.				8		17		33		30		8				
Salix myrtilloides										20		33		14		6
Empetrum nigrum											2	25				24
Carex paupercula				8				17		40				14		
C. disperma								50		20						
Pyrola minor					1	50										
Carex cespitosa										30						
Melica nutans						33										
Potentilla erecta						33										
Carex elongata								33								
Лишайниково-моховой ярус																
Cladina rangiferina	2	67		33								25				24
C. arbuscula s. l.	4	83		17										14		12
Polytrichum juniperinum		33														
P. commune	23	83	23	100	15	100	4	83	3	40	5	58	4	29		18

Aulacomnium palustre		83	2	50		33		17		50		42		86		41
Sphagnum russowii	14	67	3	17		17	5	33	14	20	4	25		14	1	24
S. capillifolium	8	33	5	42						10	3	17	4	29	2	6
S. girgensohnii			1	25	37	83	14	50	21	30	15	25	6	14	1	6
S. centrale			6	25	1	33	10	83	28	80		17		14		
S. wulfianum				8	7	100	8	83	4	60		8				
Calliergon cordifolium						17	3	33		30						
Sphagnum angustifolium		17	9	42	25	50	27	67	15	60	31	83	53	86	50	100
S. magellanicum				8		17		17		20	14	92	18	100	35	100
Polytrichum strictum	4	17		8						40	4	92	1	71	1	76
Sphagnum fuscum												17	1	43	5	65
Pleurozium schreberi	30	100	24	100	6	100	6	100	1	80	8	92	4	71	1	53
Hylocomium splendens	13	83	19	100	5	100		83		20	2	58		43		6
Dicranum polysetum	1	67	1	58	1	50				20		17		29		6
Ptilium crista-castrensis		33	1	58		67		50		20		17		14		
Dicranum scoparium		50	1	17		17				10		8		14		
Sphagnum warnstorfii						17	1	33	2	30				14		
Calliergon stramineum								17		30		8				6
Sphagnum squarrosum				8		50	10	17								
Rhizomnium punctatum						17				30						
Sphagnum fallax				8							11	17				
S. riparium									3	20						
Brachythecium rivulare						33										

Примечание. Синтаксоны: 1 — Sphagno russowii-Pinetum; 2 — Polytricho-Pinetum; 3, 4 — Equiseto-Pinetum: 3 — typicum; 4 — calamagrostietosum phragmitoidis; 5 — Menyantho-Pinetum calamagrostietosum; 6—8 — Ledo-Pinetum: 6 — caricetosum globularis; 7, 8 — rubetosum chamaemori prov.: 7 — вариант с *Picea × fennica*; 8 — вариант с *Betula nana*. Для видов приводятся: в левой части колонок — среднее проективное покрытие, в правой — постоянство. Виды в пределах детерминантных групп по ярусам расположены в порядке убывания встречаемости во всем массиве описаний, входящих в таблицу. При характеристике древостоя в левой части колонок — средняя сомкнутость крон, в правой — средняя высота (м). Исключены: все виды со встречаемостью не более 10 % (для сопутствующих видов — 20 %) хотя бы в одном из синтаксонов; всходы древесных видов; эпилитные, эпифитные и эпиксильные виды лишайников и мохообразных.

ной Карелии и Южной Финляндии; однако каких-либо указаний на это в литературе найти не удалось. О наличии лесов и редколесий сходного типа на севере Карельского перешейка упоминают А. А. Ниценко (1951) и Е. В. Дмитриева (1979), не приводя конкретных описаний и таблиц.

2. Сосняк багульниковый сфагново-долгомошный (Polytricho-Pinetum) характеризуется доминированием в травяно-кустарничковом покрове (наряду с черникой, брусникой, *Carex globularis*) болотных кустарничков-оксилофитов, в первую очередь *Ledum palustre,* которому сопутствуют *Chamaedaphne calyculata* и *Vaccinium uliginosum*. Помимо трех этих видов, данный синтаксон дифференцирует от предыдущего (и соответственно сближает с сообществами травяно- и кустарничково-сфагновых групп ассоциаций) также *Equisetum sylvaticum*. Собственных детерминантных видов, однако, нет (как и у группы ассоциаций в целом; см. выше; см. таблицу). В Заонежье сообщества подобного типа развиты только в условиях осушения; если же последнее не проведено, представлены лишь фрагментарно, в экотопах по краю массивов олиготрофных сфагновых сосняков. Сомкнутость древостоя составляет (0.1) 0.3—0.4 (0.8) при высоте 18—21 (в возрасте свыше 200 лет — до 25) м. Обычна небольшая примесь *Picea* × *fennica* и *Betula pubescens*. Последняя преобладает и во 2-м ярусе древостоя, по обилию превосходя ель, а в составе подроста сочетается с угнетенной сосной. Сомкнутость 2-го яруса (0.1) 0.2—0.4 (0.5), подроста — 0.1—0.3 при высоте соответственно 9—13 и 1—3 м; нередко подрост отсутствует. Покрытие яруса кустарничков достигает 60—80 (90) %; под особо густыми их куртинами появляются проплешины в моховом ковре. Общее покрытие мхов снижается до 70—90 %. В числе видов сфагновых мхов, господствующих наряду с *Polytrichum commune* и *Pleurozium schreberi*, наиболее обычны *Sphagnum capillifolium* и *S. girgensohnii*. Лишайники нехарактерны. Местами выражен кочковатый нанорельеф с перепадом высот 50—100 см, обусловленный ветровалом. Почвы торфянистые (Чертов, 1974), песчаные; мощность органогенного горизонта 10—30 (50) см. Иногда уже на глубине 10—25 см наблюдается стояние верховодки. Частота пожаров, однако, должна совпадать с таковой в сосняках зеленомошных: 1—2 раза в 100 лет (Громцев, 1993).

Помимо Южной и Средней (Никольский, Изотов, 1936) Карелии, сообщества рассматриваемого синтаксона (вне условий осушения) описаны также из средней тайги верховий р. Печоры (Самбук, 1932; Корчагин, 1940). Известны они и из южной тайги Новгородской обл. (где, как и в Заонежье, окаймляют массивы сфагновых сосняков; Рысин, 1975) и Белорусского Полесья (Гозин, 1966), обычно фигурируя под названием «Pinetum polytrichoso-myrtillosum». Сходные леса, с еще более выраженным доминированием *Ledum palustre*, но без *Equisetum sylvaticum*, известны из северной тайги Карелии (Усков, 1930; Рутковский, 1933; Солоневич, 1934; Яковлев, Воронова, 1959), а также Беломорско-Кулойского плато (Леонтьев, 1937) и Западной Сибири (где хвощ, однако, обычен в молодых насаждениях; Нешатаев и др., 2002).

«Типичные» сосняки долгомошные, где *Polytrichum commune* выраженно преобладает в составе своего яруса, встречены нами лишь на боровых террасах верхней Печоры. Здесь они приурочены к неглубоким замкнутым понижениям в окружении лишайниковых боров на песках; для них так же характерно обилие *Ledum palustre* (наблюдения 1999—2000 гг.). Леса подобного типа наблюдались здесь и ранее (Самбук, 1932; Корчагин, 1940; Лащенкова, 1954). Известны они и из других регионов, как средне-, так и южнотаежных. В числе первых следует назвать центральную часть (Соколов, 1928) и юго-восток (Архипов, 1932; Пьявченко, 1957) Архангельской обл., а также запад Коми (Андреев, 1935; Лащенкова, 1954; Карпенко,

1980). Для среднетаежной Карелии, однако, их приводит лишь С. П. Усков (1930). В числе южнотаежных районов распространения долгомошников можно назвать Белорусское (Гозин, 1966) и Украинское (Поварніцин, 1959) Полесье, а также Ленинградскую (Васильев, Гаель, 1928; Смирнова, 1928; Самбук, 1930; Карпенко, 1980) и Ярославскую (Курнаев, 1969) области, Заволжье (Соколов, 1931), Мещеру и др. (Рысин, 1975; Самбук, 1991). Мнения о представленности сосняков долгомошных в северной тайге расходятся. Одни авторы считают их обычными для крайнесеверной тайги востока Русской равнины (Цветков, Семенов, 1985), другие утверждают, что в северной тайге Республики Коми их сменяют «сосняки зеленомошно-сфагновые» (Лащенкова, 1954).

О самой природе долгомошников (не только сосняков, но и ельников) также нет единого мнения. В. Н. Сукачев (1931) и А. А. Ниценко (1954) указывают на необходимость разграничения собственно долгомошников и лесов сфагново-долгомошного типа. Однако в литературе также отмечается, что господство *P. commune,* как правило, кратковременно и наблюдается лишь недолгое время после очередного низового пожара (Ниценко, 1954; Пьявченко, 1957; Колесников, 1985). Для напочвенного покрова большинства долгомошников характерна мозаика, в сложении которой наряду с кукушкиным льном участвуют и сфагновые мхи. Возможно, что распространенность «типичных» долгомошников существенно снизилась в послевоенные десятилетия в связи с успехами в деле охраны лесов от пожаров (Василевич, Бибикова, 2004). В любом случае, вероятно, что при сведении собственно долгомошников и лесов сфагново-долгомошного типа в единую фитоценотическую таблицу достоверных различий между ними не окажется. Проверить это — задача дальнейшей работы.

Синтаксоном, замещающим восточноевропейские долгомошные сосняки на севере средней Европы, возможно, является тип сообществ «Pinus-Molinia» J. Mat. 1973, описанный с территории Польши. В травяно-кустарничковом покрове таких лесов наряду с *Vaccinium myrtillus* и *V. vitis-idaea* обильна *Molinia caerulea*, в моховом — преобладают *Polytrichum commune, Sphagnum capillifolium* и *Pleurozium schreberi.* Описаны как «типичный» вариант этого сообщества, так и вариант с обилием *Ledum palustre* (Matuszkiewicz, Matuszkiewicz, 1973). Видимо, этот же синтаксон известен из южной тайги Восточной Европы от Полесья (Поварніцин, 1959) до Поволжья (Рысин, 1975) как сосняк молиниево-долгомошный (Pinetum molinioso-polytrichosum; Рысин, 1975). Впрочем, не все авторы придают разрастанию молинии в долгомошниках диагностическое значение (Ниценко, 1954, 1960; Самбук, 1991).

Следующие 4 ассоциации (сосняки хвощовые, вахтовые, молиниевые и дернистоосоковые) естественным образом образуют группу ассоциаций сосняков травяно-сфагновых, развивающихся в условиях мезотрофного либо мезоэвтрофного заболачивания. Детерминантами этой группы, взятой в целом, в Заонежье выступают гигро- и оксиломезофиты — *Salix aurita*, *Calamagrostis phragmitoides*, *Sphagnum centrale* и *S. wulfianum* (см. таблицу). Поскольку подобные сообщества развиты преимущественно в межозовых и межсельговых понижениях, частота пожаров в них должна быть сопоставима с таковой в сосняках сельгового комплекса (порядка 1 раза в 200 лет; Громцев, 1993) либо даже меньшей, особенно по подтопленным окраинам обширных болот. Однако иногда на сухостойных соснах нами наблюдались огневые шрамы от давних верховых пожаров.

3. Сосняк хвощовый сфагновый (Equiseto-Pinetum). Сообщества этого синтаксона встречаются по узким ложбинам стока со сфагновых болот, проходящим между озами либо сельгами, реже по окраинам болотных массивов. Древостой хорошо развит; сомкнутость его составляет (0.3) 0.4—0.5 (редко до 0.7) при высоте

(17) 20—24 м; нередки крупные «окна». В примеси обычны *Picea × fennica* и *Betula pubescens*. Всегда имеется еловый подрост, чье покрытие составляет 4—5 % при высоте (0.5) 1—2 м; подрост сосны отсутствует. В составе подлеска обычны, но малообильны *Salix aurita* и *Juniperus communis*.

Общее покрытие травяного покрова, как правило, превышает 80—85 %; роль кустарничков заметно снижена; болотные кустарнички редки. Моховой покров сомкнут; в его составе преобладает *Sphagnum girgensohnii*, которому сопутствуют *S. centrale* и *S. wulfianum*, растущие на приствольных повышениях наряду с зелеными мхами (см. таблицу). Почвы торфянистые (Чертов, 1974); неглубокий слой торфа подстилают оглеенные суглинки либо глины. Близость «тяжелого» минерального горизонта вкупе с проточным режимом увлажнения позволяет развиваться достаточно богатой флоре.

Детерминантными видами ассоциации наряду со *Sphagnum girgensohnii* выступают лесные мезофиты — *Maianthemum bifolium, Gymnocarpium dryopteris, Carex vaginata, Angelica sylvestris, Linnaea borealis*. За вычетом дудника, все они приурочены исключительно к приствольным повышениям либо перегнившему валежнику.

Выделяются 2 субассоциации по набору доминантов травяного покрова.

3.1. Субасс. typicum. Господствует *Equisetum sylvaticum*, формирующий почти сомкнутый покров; доминантами 2-го порядка являются *Vaccinium myrtillus, V. vitis-idaea, Carex globularis*, отчасти также *Trientalis europaea*, спускающийся с оснований стволов на сфагновый ковер. *Calamagrostis phragmitoides* выступает в качестве сопутствующего вида.

Второй ярус ели различной степени сомкнутости (0.1—0.5) при высоте около 12 м наблюдается лишь иногда; как правило, он не выражен. Однако, учитывая обычность елового (и отсутствие соснового) подроста, можно предположить, что рассматриваемые сообщества со временем сменяются ельниками хвощовыми сфагновыми (Equiseto-Piceetum; Василевич, Бибикова, 2004), гораздо более обычными как в регионе, так и в целом на севере России. В подлеске резко возрастает встречаемость *Rosa acicularis*. Общая сомкнутость подроста и подлеска не превышает 0.2. Изредка наблюдается слабовыраженный нанорельеф с перепадом высот не более 0.5 м; кочки по доле занимаемой площади незначительно преобладают над межкочьями. Мощность торфяного слоя очень невелика (10—20 см).

Детерминантными видами субассоциации, как и ассоциации в целом, выступают лесные (отчасти также опушечно-лесные) мезофиты (*Rubus saxatilis, Convallaria majalis, Solidago virgaurea*), в том числе с уклоном к гигромезофильности и с несколько повышенными требованиями к условиям почвенного питания (*Dryopteris carthusiana, Cirsium heterophyllum, Geranium sylvaticum*). К мезофитам относятся также виды, дифференциальные относительно высоковейниковой субассоциации, — *Avenella flexuosa* и *Calamagrostis arundinacea*. Последний, равно как и ландыш и прочие виды сходной экологии, встречается исключительно на приствольных повышениях и валежнике, в то время как виды, экологически близкие *Dryopteris carthusiana*, — в основном по межкочьям и сфагновым коврам. Дифференциальными видами относительно сосняков сфагново-долгомошных выступают *Salix aurita, Calamagrostis phragmitoides, Sphagnum wulfianum, S. centrale* (см. таблицу).

Сообщества данного синтаксона ранее были описаны лишь из средней тайги Архангельской (Шиманюк, 1931) и южной тайги Ленинградской (Шишков, Докудовский, 1963; Нешатаев, 1985: Pinetum trientalo-sphagnosum) областей. По мнению Л. П. Рысина (1975), они встречаются лишь редко и небольшими участками.

3.2. Субасс. calamagrostietosum phragmitoidis развивается в условиях более выраженного переувлажнения, в том числе по подтопленным мезотрофным окраинам

сфагновых болот. В составе травяного покрова господство «переходит» к *Calamagrostis phragmitoides*, тогда как *Equisetum sylvaticum* становится сопутствующим ему видом наряду с *E. fluviatile*. Брусника, черника, *Carex globularis* малообильны; последние 2 вида к тому же несколько более редки. В древостое нередко в виде примеси появляется *Populus tremula*; 2-й ярус древостоя не выражен (см. таблицу). Общая сомкнутость подроста и подлеска не более 0.1. Мощность торфяного слоя несколько возрастает (20—30 см). Нанорельеф в основном представлен неглубокими микропонижениями, обводненными в межсезонья и после сильных дождей. Видами, дифференцирующими субассоциацию относительно предыдущей, выступают мезогигрофиты и гигрофиты: *Equisetum fluviatile, Calliergon cordifolium*. В число собственных детерминантных видов наряду с мезогигрофитами (*Equisetum palustre, Petasites frigidus*) представлены мезофиты (*Salix myrsinifolia*) и оксиломезофиты (*Rubus arcticus*). Последний вид наряду с *Trientalis europaea* осваивает как приствольные повышения, так и сфагновый ковер, создавая красочный аспект в период совместного цветения в начале лета.

Субассоциация имеет достаточно узкое распространение, возможно, отчасти обусловленное распространением подстилающих горных пород основного состава, которые обеспечивают умеренное обогащение водного стока. Упоминаний о ней в литературе из других средне- и северотаежных регионов Европы мы не встретили. Близка к ней, по-видимому, болотная ассоциация, описанная из южной Карелии О. Л. Кузнецовым (2000) под названием «Pinus sylvestris-Calamagrostis canescens». Однако в растительном покрове последней гораздо более значима роль эрикоидных кустарничков: прежде всего, *Chamaedaphne calyculata* и *Oxycoccus palustris* (Кузнецов, 2000). Замещающим синтаксоном в южной тайге Мещеры и Заволжья, видимо, выступает сосняк вейниково-сфагновый (Pinetum calamagrostidoso-sphagnosum; Рысин, 1975), наблюдавшийся нами также в 1999—2000 гг. в Новгородской и на юго-востоке Ленинградской областей. В сомкнутом травяном покрове этих сообществ почти безраздельно преобладает *Calamagrostis canescens*, присутствует и *Equisetum sylvaticum*. На приствольных повышениях сосны, как и в Карелии, растут *Maianthemum bifolium, Trientalis europaea*, а также *Solidago virgaurea* и *Luzula pilosa*. Южнотаежные сообщества, однако, более продвинуты в ряду заболачивания: в них высоко постоянство *Comarum palustre* и *Naumburgia thyrsiflora*; кроме того, они несколько более эвтрофированы, судя по присутствию *Carex vesicaria, Molinia caerulea, Potentilla erecta* (Рысин, 1975). Поэтому полностью отождествить южнотаежный синтаксон с карельским среднетаежным, наверное, было бы неправильным.

Следует отметить, что сообщества обеих субассоциаций, рассматриваемые воедино, были и ранее известны из Южной Карелии (Дыренков, Лешок, 1988: сосняк болотно-разнотравный; Кутенков, 2006: сосняк хвощово-сфагновый), а также Финляндии (Heikurainen, 1978; Eurola et al., 1984: thin-peated pine forests). Здесь становятся очевидны отличия доминантно-флористического алгоритма классификации от «перекрестного метода». Последний не обязательно выявляет различия между субассоциациями, которые сразу же обнаруживаются при использовании критерия Кокрена, несмотря на малое число описаний в каждом из синтаксонов.

4. Сосняк вахтовый сфагновый (Menyantho-Pinetum). Сообщества этой ассоциации, по сравнению с предыдущей, еще более «продвинуты» в ряду мезотрофного заболачивания. Обычно приурочены к слабопроточным депрессиям в ландшафте флювиогляциальной равнины, либо к верховьям лесных ручьев; реже встречаются по окраинам мезотрофных осоково-сфагновых болот. Иногда (вне заповедника) могут образовываться также на месте олиготрофных сфагновых сосня-

ков под действием интенсивного вытаптывания (Кутенков, 2006). Почвы от торфянистых до торфяных (Чертов, 1974). Мощность торфяной залежи, подстилаемой суглинками, варьирует от 30 см до 2 м. Всегда выражен волнистый, без резких переходов, но многокомпонентный нанорельеф с перепадом высот 50—70 см, состоящий из кочек, преобладающих по площади сфагновых ковров в межкочьях и переувлажненных понижений. Мочажины, полностью лишенные растительного покрова, образуются редко.

В составе древостоя согосподствуют *Pinus sylvestris* и *Betula pubescens*; менее выражена примесь *Picea* × *fennica* (усредненная формула древостоя 6С3Б1Е; Кутенков, 2006). Сомкнутость крон 0.4—0.6 (редко до 0.8) при высоте (12) 15—17 (19) м. Второй ярус древостоя представлен единичными угнетенными деревьями пушистой березы, ели и серой ольхи; лишь крайне редко сомкнутость его достигает 0.2—0.3 при высоте 6—10 м. Подрост ели встречается постоянно, но угнетен. Обычен и нормально развит подрост *Betula pubescens*; изредка на кочках появляется подрост сосны. Подлесок нехарактерен; эпизодически встречающиеся *Salix myrtilloides* и *Betula nana* по высоте тяготеют к травяно-кустарничковому ярусу. Общая сомкнутость подроста и подлеска обычно 5—10 % (редко до 20 %) при высоте 1—2 м.

Травяной покров выровненных и пониженных наноэкотопов полидоминантный: в нем согосподствуют *Menyanthes trifoliata*, *Comarum palustre, Equisetum sylvaticum, E. fluviatile* и *Calamagrostis phragmitoides*. Покрытие последнего вида может достигать 30—40 (60) %, обычно превышая таковое вахты и сабельника, что побуждает нас считать, что в Заонежье вахтовые сосняки представлены особой субассоциацией calamagrostietosum phragmitoidis.

На приствольных повышениях, кочках и валежнике умеренного обилия достигает *Carex globularis*. В то же время черника, брусника и болотные кустарнички обычны, но малообильны, а виды темнохвойно-таежного мелкотравья (*Maianthemum bifolium, Trientalis europaea*) сравнительно редки. Общее покрытие травяного покрова варьирует от (20) 50 до 90 %.

Моховой покров сомкнут либо (редко) деградирует в мочажинах; покрытие его изменяется от (40) 70 до 100 %. Состав его нестабилен (Кутенков, 2006); особенно это касается сфагновых ковров, где может доминировать как *Sphagnum girgensohnii*, так и *S. angustifolium*. В мочажинах эпизодически возрастает роль *S. fallax* либо *S. riparium*. На кочках преобладает *S. centrale,* иногда вместе со *S. russowii.*

В качестве детерминантных видов синтаксона выступают мезогигрофиты, характерные растения сфагновых ковров и/или мочажин на мезотрофных болотах. Кроме *Menyanthes trifoliata*, это *Comarum palustre, Carex chordorrhiza, C. rostrata* и *C. canescens*. Дифференциальными видами относительно сосняков багульниковых сфагновых служат как растущие на кочках оксилогигромезофиты (*Sphagnum centrale, S. wulfianum*), так и тяготеющие к межкочьям гигрофиты и мезогигрофиты: *Equisetum fluviatile*, *Calliergon cordifolium* и *Calamagrostis phragmitoides* (см. таблицу).

Помимо Заонежья, вахтовые сосняки с вейником отмечены в средней и северной Карелии, где развиты узкими полосами вдоль ручьев (Рутковский, 1933; Никольский, Изотов, 1936). Встречаются они и в Республике Коми, где тяготеют к пониженным участкам водоразделов (Лащенкова, 1954), а также в Ленинградской обл. (Нешатаев, 1986). Как правило, их приводят под наименованием «Pinetum herboso-sphagnosum» (Рысин, 1975).

«Типичные» вахтовые сосняки без преобладания вейника («Pinetum menyanthosum»; Рысин, 1975) также описаны из средней тайги Карелии, но в основном за пре-

делами Заонежья, где для них может быть характерна более мощная (до 6 м) торфяная залежь (Кутенков, 2006). Известны они также из Финляндии (Eurola et al., 1984: tall sedge pine fens) и Эстонии (Paal, 1997: mixotrophic (transitional) bog forest site type). Такие сообщества, однако, более типичны для районов, лежащих к востоку от Фенноскандии и Балтии. Они приводятся для Онего-Северодвинского водораздела (Соколова, 1937), Беломорско-Кулойского плато (Леонтьев, 1937), верховий р. Вычегды (Лащенкова, 1954), долины р. Печоры (Самбук, 1932); вероятно, они достаточно широко распространены на севере Русской равнины в целом (Самбук, 1991).

Без подразделения на субассоциации вахтовые сосняки приводились из Южной Карелии и ранее (Дыренков, Лешок, 1988; Кутенков, 2006). В системе И. Браун-Бланке вахтовые сосняки северо-запада и севера Европейской России отнесены к асс. Sphagnetum betulo-pinosum Filatov et Yurev 1913 subass. menyanthetosum (Смагин, 1988; Боч, Смагин, 1993), она же Pino-Betulo pubescenti-Sphagnetum angustifolii subass. menyanthetosum (Смагин, 2000). Субассоциация выделяется по отсутствию *Sphagnum warnstorfii* и других эвтрофных видов (Смагин, 1988, 2000; Боч, Смагин, 1993). Следует отметить, что при описании новых синтаксонов В. А. Смагиным, как правило, используются не только сугубо флористические, но и доминантные критерии, в силу чего эти синтаксоны достаточно хорошо соотносятся с единицами доминантных классификаций.

К западу вахтовые сосняки становятся все более редкими (Самбук, 1991), достигая, однако, востока Германии (Passarge, Hofmann, 1968: Menyantho-Eriophoro-Pinetum).

5. Сосняк молиниевый сфагновый (Molinio-Pinetum). Сообщества этого типа в среднетаежной Карелии достаточно редки; в заповеднике они отмечены лишь единожды (по окраине жестководного болота), в силу чего мы воздерживаемся от внесения их в таблицу. Как правило, они формируются по мощной (1.5—3 (6) м) торфяной залежи поверх песчано-щебнистых отложений. Нанорельеф не выражен, если не считать за таковой собственно дернины молинии. Древостой несколько разрежен; сомкнутость его 0.2—0.5 при высоте 16—18 м. Примесь *Picea* × *fennica* выражена более, а *Betula pubescens* — менее, нежели в сосняках вахтовых (7С2Е1Б). Во 2-м ярусе единично встречена *Alnus glutinosa*, иногда входящая также в подлесок. В составе последнего преобладают *Juniperus communis* (нередко до 20—25 %) и *Frangula alnus* (до 3—5 %); постоянно, но в малом обилии встречается *Sorbus aucuparia*. Подрост ели встречается лишь изредка; покрытие его не более 2—5 %; подрост сосны нетипичен. Общее покрытие подроста и подлеска изменчиво (5—25 %).

Покрытие травяно-кустарничкового покрова составляет (20) 40—55 %, из них на долю *Molinia caerulea* приходится 6—35 %. Значимого обилия достигают *Vaccinium myrtillus, V. vitis-idaea* (по 4—11 %), изредка также *Menyanthes trifoliata* (3—10 %) либо *Rubus chamaemorus* (до 2—3 %). *Calamagrostis phragmitoides, Comarum palustre* и *Equisetum fluviatile* встречаются постоянно, но в ничтожно малом обилии, равно как и *Chamaedaphne calyculata* и *Vaccinium uliginosum*. На приствольных повышениях растут *Maianthemum bifolium* и (реже) *Convallaria majalis*, как и в сосняках хвощовых сфагновых, но *Equisetum sylvaticum* нетипичен, а *Sphagnum girgensohnii* встречен в значимом обилии лишь однажды. В практически сомкнутом моховом покрове согосподствуют *S. angustifolium* и *S. centrale* (по 10—65 %) при не менее существенном (иногда до 40—50 %) участии *S. warnstorfii*, что указывает на смену условий заболачивания с мезотрофных на мезоэвтрофные.

Наряду с последним видом, а также *Juniperus communis* и *Frangula alnus* детерминантами синтаксона выступают *Potentilla erecta*, *Crepis paludosa* и (возможно)

Saussurea alpina. Однако набор этих видов требует уточнения на основе большего количества данных. Сама молиния может и не оказаться «хорошим» детерминантом. На востоке Фенноскандии, помимо указанных болотных лесов, она выступает как диагностический вид также и для аапа-болот, встречаясь как на совсем безлесных, так и на облесенных низкой (2—4 м) сосной участках. На Белом море молиния отмечена и в сосняках на прибрежных островах Керетского архипелага, где произрастает по торфяной залежи мощностью не более 20—30 см (наблюдения 2006 г.). Еще более эколого-ценотическая амплитуда этого растения расширяется в Западной Фенноскандии, в Средней и особенно Атлантической Европе, где почти в каждой лесной ассоциации выделяется субассоциация molinietosum (Matuszkiewicz, Matuszkiewicz, 1973; Oberdorfer, 1992; Ellenberg, 1996).

Рассматриваемый синтаксон приводился ранее для Финляндии (Heikurainen, 1978: varsinainen lettorame, rahkainen lettorame; Eurola et al., 1984: true rich pine fens), Скандинавии (Påhlsson, 1994: Pinus sylvestris-Molinia caerulea-variant), а также Эстонии (Paal, 1997: mixotrophic (transitional) bog forest site type). Сообщества с высоким проективным покрытием можжевельника выделялись финскими геоботаниками в отдельную группу «kataja-korpi», в остальном сходную с молиниевыми сосняками (и березняками) без можжевельника (Molinia-korpi; Brandt, 1933; etc.). Близкая ассоциация болотной растительности известна и в самой Карелии (Кузнецов, 2000, 2005: Pinus sylvestris-Molinia caerulea-Sphagnum warnstorfii). От обсуждаемого типа следует отличать не только долгомошные сосняки с молинией (см. выше), но также топкие мезотрофные (со *Sphagnum fallax*) молиниевые сосняки, приводимые для Украинского Полесья (Поварніцин, 1959).

Большая часть молиниевых сосняков в среднетаежной Карелии приурочена к ландшафтам, в прошлом испытавшим хозяйственную нагрузку. Возможно, что они возникли не без влияния человека (будь то рубки или мелиорация), хотя на момент описания и не имели явных признаков антропогенного воздействия. Как показала диаграмма ботанического состава торфа из образцов, отобранных на территории бывшего финского национального парка «Хиисъярви», в пункте отбора проб сосняк молиниевый существует лишь недавно. Уже на глубине 65—100 см залегает торф, отложенный безлесным пушицево-сфагновым сообществом, а рядом со скважиной видны следы мелиоративной канавы, заросшей сфагновыми мхами (Кутенков, 2006). В то же время сообщества, близкие к данным, в 2001 и 2006 гг. описаны нами и в Керетском Прибеломорье на севере Карелии, включая южное побережье губы Чупа и Пежостров. Здесь они нередко встречаются вдоль ручьев (по торфяной залежи менее 30 см) либо по краю аапа-болот (при мощности залежи до 85 см) в малонаселенной местности, вряд ли когда-либо подвергавшейся мелиорации.

Возможно (хоть и необязательно), что северофенноскандские молиниевые сосняки представляют собой особый синтаксон в ранге субассоциации либо варианта.

6. Сосняк дернистоосоковый сфагновый (Carici cespitosae-Pinetum). В Заонежье пока представлен единственным описанием и ранее не выделялся в качестве особого синтаксона. Видимо, описан на западном пределе распространения ассоциации, основной ареал которой охватывает как минимум северную и среднюю тайгу Русской равнины. Сообщества этого синтаксона развиваются в условиях обогащенного минерального питания — от бокового жестководного подтока до разгрузки ключей при близком залегании известняков. В зависимости от специфики гидрохимического режима, а также зональных условий развит целый ряд замещающих субассоциаций, пока еще слабо изученных.

Древостой разрежен (не более 0.3), обычна значительная примесь ели к сосне (в Карелии — *Picea* × *fennica*, восточнее — также *P. obovata*). Характерен жиз-

неспособный, но малочисленный подрост как сосны, так и ели. В подлеске наряду с *Juniperus communis* и *Sorbus aucuparia* представлены различные виды ив: в Карелии это *Salix aurita,* а в северной тайге Архангельской обл. *S. hastata* и *S. pyrolifolia.* Ярко выражен крупнокочковатый нанорельеф с перепадом высот 0.5—1 (1.5) м. Разнообразие микроусловий обусловливает высокий уровень разнообразия флоры. На кочках и приствольных повышениях селятся болотные эрикоидные кустарнички, черника, брусника и морошка одновременно с видами темнохвойно-таежного мелкотравья, хвощами (*Equisetum sylvaticum, E. scirpoides*) и мелкими осоками (*Carex globularis, C. vaginata, C. disperma*). В то же время сфагновые ковры в межкочьях и мочажины «делят» между собой *Menyanthes trifoliata*, *Comarum palustre*, *Equisetum fluviatile*. В меньшем обилии, но с высокой степенью постоянства присутствуют *Filipendula ulmaria* s. l. и *Calamagrostis canescens*; в качестве одного из детерминантных видов выступает *Bistorta major*. Особую синузию представляют собой кочкообразующие осоки: в средней тайге это *Carex cespitosa,* которой часто сопутствует *C. appropinquata*, в северной — *C. juncella*. Моховой покров сильно дифференцирован по элементам нанорельефа. Приствольные повышения и верхушки кочек покрывают зеленые мхи и *Sphagnum centrale*. По бортам кочек и в составе ковров в межкочьях доминирует *S. warnstorfii*, а в обводненных мочажинах — *Pseudobryum cinclidioides*, *Calliergon cordifolium* и др. Мы не приводим количественных характеристик для отдельных компонентов растительного покрова, поскольку данных для этого у нас нет.

Рассматриваемая ассоциация была ранее описана из Вологодской обл. (Самбук, 1927), а также из Республики Коми (Лащенкова, 1954), в том числе из бассейна верхней и средней Печоры (Самбук, 1932). Приводится она и для северо-запада Ленинградской обл. (Рысин, 1975: Pinetum herboso-caricoso-sphagnosum). Нами такие леса неоднократно отмечены как в средней, так и в северной тайге Архангельской обл., преимущественно в регионах с близким залеганием известняков либо гипсов (наблюдения 2005—2006 гг.).

Сообщества с более сглаженным нанорельефом (без кочкообразующих осок) и выраженным господством *Sphagnum warnstorfii* формируются по мере приближения режима заболачивания к эвтрофному (ключевому). Видимо, в этих условиях формируется особая субассоциация, переходная уже к болотной растительности, в частности, по критерию низкоствольности соснового древостоя. Она приводилась ранее как для Карелии (Кузнецов, 2000: Pinus sylvestris-Sphagnum warnstorfii) и Скандинавии (Påhlsson, 1994), так и для Архангельской, Вологодской, а также Тверской и Новгородской областей (Смагин, 1991: Sphagnetum warnstorfii pinosum; Смагин, 2000: Pino sylvestris-Sphagnetum warnstorfii).

В отличие от сосновых лесов травяно-сфагновой группы ассоциаций, формирующихся при мезотрофном либо мезоэвтрофном заболачивании, осоково-сфагновые сосняки характерны для начальных этапов заболачивания в мезоолиготрофных условиях. В Заонежье такие сообщества нами не отмечены. Однако в северной тайге Мурманской и Архангельской областей, а также восточнее — в средней тайге юго-востока Архангельской обл. и в Печорском Предуралье — широко распространен сосняк нитевидноосоково-сфагновый (Carici lasiocarpae-Pinetum prov.). О близкой ассоциации болотной растительности под названием Pinus sylvestris-Carex lasiocarpa-Sphagnum angustifolium ранее писал О. Л. Кузнецов (1999, 2005). Вероятно, в составе данного синтаксона может быть выделена субассоциация с согосподством *Carex lasiocarpa* и *Eriophorum vaginatum*, в 2001 г. наблюдавшаяся нами в Кольской Лапландии. В средней тайге юго-запада Архангельской обл. нами отмечен также сосняк вздутоосоково-сфагновый (Carici rostratae-Pinetum prov.).

Рассмотреть данные синтаксоны подробнее мы собираемся при характеристике лесов тех местностей, где они встречаются.

Наконец, следующие 2 ассоциации формируют группу кустарничково-сфагновых сосняков.

7. Сосняк черничный сфагновый (Sphagno girgensohnii-Pinetum) отмечен в сопредельных с Заонежьем среднетаежных регионах Карелии. В его моховом покрове господство почти полностью (40—85 %) принадлежит *Sphagnum girgensohnii*. Сообщества развиваются по мощной (зачастую до 2—3 м) торфяной залежи поверх песка либо щебня. Сосна отличается хорошим ходом роста, высота ее достигает 18—20 (24) м, сомкнутость крон — 0.5—0.7. Всегда выражен 2-й ярус ели сомкнутостью 0.1—0.2, высотой 10—15 м; иногда ель выходит в 1-й ярус. Покрытие елового подроста может достигать 35 %; очевидно, имеет место смена сосны елью. В травяно-кустарничковом ярусе наряду с *Vaccinium myrtillus* (10—40 %) и *V. vitis-idaea* (5—15 %) господствует *Rubus chamaemorus* (до 8—25 %). Видовой состав яруса обеднен; «выпадает» *Equisetum sylvaticum*; покрытие *Ledum palustre* не более 1 %. Часто наблюдается кочковатый нанорельеф; в этом случае морошка тяготеет к межкочьям, а черника и брусника — к кочкам, где появляется также *Sphagnum magellanicum* (до 5—10 %; Кутенков, 2006).

Леса рассматриваемого типа редки в среднетаежной Карелии, в Заонежье пока не найдены (поэтому мы, как и в ряде предыдущих случаев, не вносим соответствующий синтаксон в таблицу). В отечественной литературе они обычно приводятся под названием «Pinetum myrtilloso-sphagnosum». Для них повсюду характерны сочетание *Sphagnum girgensohnii* (либо *S. angustifolium*) и *S. capillifolium* при отсутствии *S. fuscum* в моховом покрове, обилие черники, сравнительно высокая сосна (Рысин, 1975). Такие сообщества известны из северной тайги Карелии (Рутковский, 1933), южной тайги Северо-Запада России (Дмитриева, 1973; Нешатаев, 1985; Самбук, 1987, 1991), Заволжья (Соколов, 1931), Мещеры и Украинского Полесья (Рысин, 1975), в 2006 г. наблюдались нами в низовьях р. Онеги. Описаны они и из Финляндии, где рассматриваются в составе болотной растительности (Heikurainen, 1978: korpiräme; Eurola et al., 1984: true spruce-pine mire). Не исключено, что они являются сукцессионными предшественниками ельников черничных сфагновых (Sphagno girgensohnii-Piceetum; Василевич, Бибикова, 2004). По своим признакам леса данного синтаксона занимают как бы промежуточное положение между сосняками хвощовыми и багульниковыми (вариант *Picea* × *fennica*; см. ниже) сфагно́выми. С первыми их сближает господство *Sphagnum girgensohnii* и хороший рост сосны (и то, и другое говорит об улучшении условий минерального питания), со вторыми — обилие *Rubus chamaemorus*, присутствие *Sphagnum magellanicum* и *Oxycoccus palustris*.

8. Сосняк багульниковый сфагновый (Ledo-Pinetum) наиболее характерен для начальных этапов олиготрофного заболачивания. Леса этого синтаксона тяготеют к ландшафту флювиогляциальной равнины, развиваясь по сравнительно мощной (от 0.3—0.5 до 5—6 м) торфяной залежи, подстилаемой песком либо супесью, но могут быть встречены и в ландшафте моренной равнины; в этом случае торфяная залежь подстилается суглинком. Они окаймляют сравнительно крупные массивы сфагновых болот, а также сфагновые сплавины по берегам олиготрофных лесных озер, либо развиваются на контакте болотных массивов с озами или сельгами. Неглубокие лесные болота могут быть целиком покрыты багульниковым сосняком; тем самым формируются самостоятельные, иногда протяженные таксационные выделы. Всегда в той или иной степени выражен кочковатый нанорельеф. Леса очень часто горят (не реже 1—2 раз в 100 лет; Громцев, 1993); повсюду наблю-

даются огневые шрамы на соснах и обгоревшие пни. Древостой сосны сравнительно невысокий, с незначительной примесью пушистой березы и ели. Почти всегда представлен 2-й ярус древостоя, но состав его может быть различен. Подлесок обычно нехарактерен. В напочвенном покрове господствуют болотные кустарнички-оксилофиты, прежде всего, *Ledum palustre* и *Chamaedaphne calyculata*, которым сопутствуют *Vaccinium uliginosum* и (местами) *Empetrum nigrum*. Наряду с растениями этой группы обильна *Vaccinium myrtillus*; *V. vitis-idaea* встречается постоянно, но в меньшем обилии. Детерминантами ассоциации выступают оксилофиты, характерные массовые растения верховых болот — *Eriophorum vaginatum* и *Oxycoccus palustris*. Также именно в данном синтаксоне достоверно наиболее высока встречаемость *Sphagnum angustifolium* (который является также основным доминантом мохового покрова), *S. magellanicum* и *Polytrichum strictum*. Моховой покров обычно сомкнут. Лишайники нетипичны.

Багульниковые сфагновые сосняки широко распространены как в Заонежье, так и в Карелии в целом (Усков, 1930; Рутковский, 1933; Никольский, Изотов, 1936; Соколова, 1936; Яковлев, Воронова, 1959; Виликайнен, 1974; Герасименко и др., 1998; Кузнецов, 2000, 2005; Кутенков, 2006), составляя наибольшую долю по площади среди всех типов заболоченных сосновых лесов (Громцев, 2000). Обычны они и во многих регионах за пределами Карелии. Последние включают Северо-Запад России (Самбук, 1987; Боч, Смагин, 1993), Архангельскую обл. и Республику Коми (Самбук, 1932; Цинзерлинг, 1932; Андреев, 1935; Леонтьев, 1937; Соколова, 1937; Лащенкова, 1954; Пьявченко, 1957, 1963; Карпенко, 1980), Верхнее Поволжье (Курнаев, 1969), Подмосковье и Мещеру (Рысин, 1975) и т. д., вплоть до Западной и Центральной Сибири (Семенова-Тян-Шанская, 1956; Нешатаев и др., 2002). Как правило, сообщества приводятся под наименованиями «Pinetum ledoso-sphagnosum», «P. cassandroso-sphagnosum» либо просто «P. sphagnosum» (Сукачев, 1931; Цинзерлинг, 1932; Рысин, 1975; Самбук, 1991). В Эстонии аналогичные сосняки относят к «heath moor site type», подтип «Ledum-Sphagnum pine heath moor» (Paal, 1997), в Финляндии они известны как «kangasräme» (Cajander, 1921), в Скандинавии совокупно описаны как «Pinus sylvestris-Vaccinium uliginosum-typ» (Påhlsson, 1994).

Отечественная школа доминантной классификации (в отличие от скандинавских школ классификации местообитаний) не всегда задавалась вопросом об однородности либо неоднородности багульниковых сфагновых сосняков. Нередко априорно считалось, что сообщества данного типа экологически однородны и, более того, единообразны на всем протяжении их ареала (Самбук, 1991; Смагин, 2000). Применение динамического подхода к классификации лесной растительности, однако, вскрывает внутреннюю неоднородность данного синтаксона. Последний, хотя и признан за единый тип леса, подразделяется на целый ряд ассоциаций (и далее социаций), различающихся не только по доминантным, но и по флористическим критериям (Герасименко и др., 1998). Анализ большого массива описаний багульниковых сосняков с использованием критерия Кокрена также выявляет их экологическую неоднородность, что подтверждают и финские, а также скандинавские болотоведы; известны и факты географической изменчивости. Так, в Заонежье выделяются 2 субассоциации, одна из них представлена 2 вариантами.

<u>8.1. Субасс. caricetosum globularis</u>. Дифференциация негативная. Сомкнутость древостоя 0.3—0.5 (0.7) при высоте (11) 13—16 (17) м. Второй ярус древостоя обычно отсутствует, но иногда достигает сомкнутости 0.4 при высоте 5—8 м; сформирован низкоствольной *Betula pubescens*. Наряду с последней в составе подроста представлены как сосна, так и ель. Сомкнутость подроста не более 9—11 % при высоте 1—2.5 м. Покрытие травяно-кустарничкового покрова в совокупности со-

ставляет 40—80 %. Наряду с болотными кустарничками и *Vaccinium myrtillus* господствует *Carex globularis*, покрытие которой иногда составляет до 25—30 %; менее обильна *Vaccinium vitis-idaea*. В моховом покрове наряду со *Sphagnum angustifolium* нередко господствуют *S. capillifolium* либо *S. russowii*, изредка даже *S. girgensohnii*. *Pleurozium schreberi* выступает в качестве сопутствующего вида. Нанорельеф сглажен; перепад высот не превышает 30—50 см. Иногда нанорельеф 3-компонентный, состоит из кочек, ровных участков сфагнового ковра и переувлажненных мочажин. Мощность торфяной залежи превышает 30—50 см, часто составляя до 2 м и более.

Сообщества, как правило, развиваются по периферии олиготрофных сфагновых болот либо вдоль края озерных сплавин, всегда в условиях некоторого обводнения либо подтопления. Они описаны из Скандинавии как «Pinus sylvestris-Carex-globularis-typ» (Påhlsson, 1994), из Финляндии — как «Carex globularis pine mires» (Eurola et al., 1984). Довольно близкие как по облику, так и по набору видов сообщества приводятся от северотаежных верховий р. Печоры (Самбук, 1932; Корчагин, 1940; Лащенкова, 1954) до южнотаежного Заволжья как «Pinetum globulari-caricoso-sphagnosum» (Рысин, 1975).

8.2. Субасс. rubetosum chamaemori prov. Ведущую роль в составе этой субассоциации играют широко распространенные кустарничковые сфагновые сосняки. Однако назвать эту субассоциацию «типичной», наверное, нельзя, поскольку дифференциация ее позитивна (по крайней мере, в данном регионе). Детерминантными видами служат ярко выраженные оксилофиты, в том числе индикаторы мощной торфяной залежи (*Rubus chamaemorus*) и растения, характерные для гряд верховых болот (*Drosera rotundifolia, Sphagnum fuscum*). Сомкнутость и высота древостоя колеблются в широких пределах — от 0.1—0.2 до 0.6, от 9—11 до 16 (19) м. Покрытие *Carex globularis* по сравнению с предыдущим синтаксоном снижается вдвое и более. В моховом покрове наряду со *Sphagnum angustifolium* господствует *S. magellanicum*; зеленые мхи удерживаются лишь на вершинах кочек и приствольных повышениях сосны. Выделяются 2 варианта.

8.2.1. Вариант с *Picea × fennica* не имеет собственных детерминантных видов. Дифференциальными видами относительно варианта с карликовой березкой (см. ниже) служат мхи-оксилофиты, характерные для заболоченных лесов и окраин верховых болот, но более редкие в их центральной части: *Polytrichum commune, Sphagnum russowii*; к этому же дифференциальному блоку тяготеют *S. capillifolium* (более обычный на кочках в центральной части безлесных болот) и *Aulacomnium palustre*. 2-й ярус древостоя обычно сформирован угнетенной *Picea × fennica*, реже отсутствует. Сомкнутость его 0.1—0.3 при высоте 7—11 м. В подлеске несколько возрастает частота встречаемости *Salix aurita*. В составе подроста преобладает ель; подрост сосны нетипичен. Общая сомкнутость подроста и подлеска может достигать 25—30 % при высоте 1—3.5 м. Покрытие травяно-кустарничкового покрова колеблется от 50 до почти 100 %; одновременно покрытие мхов может снижаться до 70 %. Перепад высот нанорельефа незначителен (20—30 см); по доле занимаемой площади кочки значительно преобладают над межкочьями. Мощность торфяной залежи обычно не превышает 30—60 см.

Сообщества сравнительно редки, встречаются всегда по окраинам болот, развитых при основании крутых склонов плотнощебнистых озов. По многим параметрам они приближаются к таковым сосняков черничных сфагновых, отличаясь от них, однако, господством *Ledum palustre* и *Sphagnum angustifolium*, а также существенно меньшей мощностью торфяной залежи и худшим ходом роста сосны. Аналогичные леса наблюдались нами также в 2006 г. в левобережных низовьях р. Онеги,

в условиях равнинного рельефа, по краю обширных массивов почти безлесных мезоолиготрофных болот. Финские авторы либо выделяют подобные сообщества с неглубокой торфяной залежью и участием ели как «varsinainen korpiräme» (Heikurainen,1978), либо объединяют их с сосняками черничными сфагновыми под названием «true spruce-pine mires» (Eurola et al., 1984).

8.2.2. Вариант с Betula nana. Его детерминантными видами выступают болотные и тундрово-болотные психрофиты: *Andromeda polifolia, Carex pauciflora,* а также *Betula nana,* покрытие которой может достигать 15—25 % при высоте до 80 см. Второй ярус древостоя может почти отсутствовать либо достигать сомкнутости 0.2—0.3 при высоте 5—12 м, сформирован исключительно сосной. Сосна преобладает и в составе подроста, сомкнутость которого изменяется от < 0.1 до 0.5, а высота не превышает 2.5 м. Общее покрытие травяно-кустарничкового и мохового покрова не отличается от таковых субасс. caricetosum globularis. На кочках и приствольных повышениях выраженно снижается встречаемость *Hylocomium splendens*; сохраняется лишь *Pleurozium schreberi*; одновременно возрастает покрытие *Sphagnum fuscum* (см. таблицу). Перепад высот элементов нанорельефа составляет 50—80 см. Мощность торфяной залежи всегда превышает 50—100 см, нередко исчисляясь метрами.

Данный вариант обычно целиком покрывает небольшие по площади массивы лесных болот, либо же развивается несколько отступя вглубь болотного массива. В последнем случае он, как правило, непосредственно контактирует уже с сообществами формации сосны по болоту (Sphagneta pinosa; Усков, 1930, и др.), отличаясь от них при этом как флористически, так и по выраженности эдификаторной роли сосны (Салтыковская, 1998). Именно такие сообщества описаны из Скандинавии как «Pinus sylvestris-Ledum palustre-typ» (Påhlsson, 1994), а из Финляндии — как «true dwarf shrub pine bogs» (Eurola et al., 1984). По признаку высокого покрытия *Betula nana* они тяготеют также к «Pinetum nano-betuloso-sphagnosum», известному из северной тайги Карелии (Рутковский, 1933; Солоневич, 1934), Архангельской обл. (Леонтьев, 1937) и Республики Коми (Самбук, 1932; Корчагин, 1940; Лащенкова, 1954), где подобные сообщества занимают большие площади (Рысин, 1975). Следует отметить, что южнотаежные багульниковые сосняки нередко лишены *Betula nana* (Смирнова, 1928; Курнаев, 1969; Рысин, 1975; Самбук, 1987, 1991; Коротков, 1991), которая на южном пределе своего ареала удерживается в основном в экотонах по границе леса с северной стороны безлесных верховых болот (наблюдения 2000 г.).

В северной тайге Карелии и Кольского п-ова возможно выделить также крайнесеверный вариант багульниковых сосняков, детерминантами которого будут *Pinguicula villosa, Dicranum bergeri, Cetrariella delisei* (Любимова, 1937; наблюдения 2001 г.). Независимо от присутствия этих видов, в качестве особого обедненного варианта выступают багульниковые сосняки запада Кольского п-ова (Некрасова, 1935; Нешатаев, Нешатаева, 2002), Керетского Прибеломорья (наблюдения 2001 г.) и Онежского п-ова (Соколова, 1937), где в кустарничковом покрове отсутствует либо редка и нетипична *Chamaedaphne calyculata.*

Возможно, в качестве особого синтаксона в ранге субассоциации (либо варианта круглоосоковой субассоциации) может быть выделен сосняк пушицевый сфагновый («Pinetum eriophoroso-sphagnosum»; Смирнова, 1928; Рутковский, 1933; Гаврилов, Карпов, 1962; Рысин, 1975; Дыренков, Лешок, 1988), развивающийся в условиях подтопления по окраинам сфагновых болот или в зоне контакта с озерной сплавиной. Такие сообщества, однако, характеризуются выраженным ухудшением хода роста сосны, которая представлена здесь своей болотной формой, и, по всей

видимости, отличаются от багульниковых сосняков по своей структуре, тяготея скорее к болотной, чем к лесной растительности (Салтыковская, 1998).

В системе И. Браун-Бланке кустарничковые сфагновые сосняки Фенноскандии, как правило, относят к асс. Oxycocco quadripetali-Pinetum K.-Lund 1981 (Kielland-Lund, 1981; Морозова, Коротков, 1999; Matuszkiewicz et al., 1995; Dierβen, 1996); при этом в нее попадают как западнофенноскандские воронично-голубичные сосняки с *Myrica gale* и *Erica tetralix,* так и восточнофенноскандские с *Ledum palustre* и *Chamaedaphne calyculata* (Kielland-Lund, 1981; Dierβen, 1996). Лишь в условиях атлантического климата юга Норвегии может выделяться особая географическая раса с дифференциальными видами *Chamaepericlymenum suecicum*, *Ptilium crista-castrensis*, *Sphagnum quinquefarium* и *Rhytidiadelphus loreus*, переходная к асс. Bazzanio-Pinetum K.-Lund 1981, а также особая ассоциация приморских сосняков с *Erica tetralix* (Erico tetralicis-Pinetum (K.-Lund 1981) K. & B. Dierβen 1982; см. Dierβen 1996).

Багульниковые сосняки восточной части Средней Европы могут относить к асс. Ledo-Pinetum (Hueck 1929) R.Tx. 1955 с диагностическими видами *Ledum palustre, Picea abies, Rubus chamaemorus, Betula nana, Sphagnum capillifolium* etc. Западнее, в условиях субатлантического климата, этот синтаксон замещает асс. Vaccinio uliginosi-Pinetum (Hueck 1925) Kleist 1929, не имеющая собственных характерных видов. Наконец, в атлантическом климате наблюдается асс. Betuletum pubescentis R.Tx. 1937 с *Myrica gale* и *Erica tetralix* в качестве диагностических видов (Pott, 1995). Однако такое подразделение признается не всеми авторами. Зачастую багульниковые сосняки Польши и восточной Германии также относят к асс. Vaccinio uliginosi-Pinetum наряду с голубично-вороничными сосняками без багульника (Matuszkiewicz, 1962; Matuszkiewicz, Matuszkiewicz, 1973; Ellenberg, 1996). В любом случае, впрочем, стоит оговорить, что речь идет о сугубо среднеевропейском синтаксоне, в составе сообществ которого *Ledum palustre* нередко сочетается с *Molinia caerulea* и *Quercus robur* (Коротков, 1991). Указание Vaccinio uliginosi-Pinetum Kleist 1929 для Северного Приладожья (Самбук, 1987) явно ошибочно.

Багульниковые сосняки Валдая описаны К. О. Коротковым (1991) под наименованием Chamaedaphno-Ledetum Korotk. 1991. Однако отличия этой ассоциации, скажем, от Oxycocco—Pinetum остаются не вполне понятны, если учесть, что сообщества с кассандрой также относят и к последнему синтаксону (см. выше). Наконец, на севере Европейской России багульниковые сосняки с *Carex globularis* описаны под наименованием Sphagno-Pinetum sylvestris Smagin 2000, а «типичные» багульниковые сосняки с морошкой и *Sphagnum fuscum* — как Pino sylvestris-Sphagnetum angustifolii Smagin 2000. В синонимы последнего синтаксона сведена асс. Sphagnetum magno-pinosum Filatov et Yurev 1913 (Смагин, 2000).

Подводя итоги сказанному, мы видим, что сообщества заболоченных сосновых лесов гораздо более разнообразны по сравнению с сосняками незаболоченных условий местопроизрастания, и выявление их синтаксономического разнообразия еще далеко от завершения даже в таком сравнительно хорошо изученном регионе, как Заонежская и в целом Южная Карелия. Применение критерия Кокрена (см. выше) может весьма помочь при решении этой задачи, поскольку обеспечивает геоботаника «чутким» (хотя и «жестким») инструментом разграничения синтаксонов, которое при этом поддается как экологическому обоснованию, так и объективной статистической верификации. На уровне ассоциаций наблюдается хорошая сходимость результатов доминантно-детерминантной классификации с использованием критерия Кокрена и классификации с использованием «перекрестного метода» (Кутенков, 2006).

Благодарности

Авторы благодарны администрации и сотрудникам заповедника «Кивач» за помощь при проведении полевых исследований, Т. Г. Полозовой (БИН РАН), А. Н. Сенникову (БИН РАН) и М. Д. Люблинской (ИЛИ РАН) за участие в полевых работах, Т. К. Юрковской (БИН РАН), В. И. Василевичу (БИН РАН), О. Л. Кузнецову (Ин-т биологии КарНЦ РАН) и В. С. Ипатову (СПбГУ) за ценные консультации и замечания в процессе подготовки и написания статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андреев В. Н. Лесная растительность южного Тимана // Тр. Полярной комиссии. 1935. Т. 24. С. 7—64.

Архипов С. С. Заболачивание и типы лесов котласского леспромхоза. М., 1932. 77 с.

Боч М. С., Смагин В. А. Флора и растительность болот Северо-Запада России и принципы их охраны. СПб., 1993. 223 с.

Василевич В. И. Доминантно-флористический подход к выделению растительных ассоциаций // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 6. С. 28—39.

Василевич В. И., Бибикова Т. В. Сфагновые ельники Европейской России // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 5. С. 734—748.

Васильев Я. Я., Гаель А. Г. Лесная дача «Сосновка» и добровольно-выборочное хозяйство в ней // Природа и хозяйство учебно-опытных лесничеств Ленинградского Лесного института. М., 1928. С. 47—94.

Виликайнен М. И. Типы сосновых лесов Карелии // Сосновые леса Карелии и повышение их продуктивности. Петрозаводск, 1974. С. 22—31.

Гаврилов К. А., Карпов В. Г. Главнейшие типы леса и почвы Вологодской области в районе распространения карбонатной морены // Тр. ин-та леса и древесины. 1962. Т. 52. С. 5—119.

Герасименко Г. Г., Ипатов В. С., Салтыковская Т. О. Динамика сфагновых сосняков Северо-Запада России // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 4. С. 1—15.

Гозин А. А. Типологическая структура лесов междуречья Сожа и Днепра // Ботаника: Исследования. Минск, 1966. Вып. 8. С. 168—176.

Громцев А. Н. Ландшафтные закономерности структуры и динамики среднетаежных лесов Карелии. Петрозаводск, 1993. 160 с.

Громцев А. Н. Ландшафтная экология таежных лесов: Теоретические и прикладные аспекты. Петрозаводск, 2000. 144 с.

Дмитриева Е. В. Сосновые леса северо-запада Карельского перешейка // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 8. С. 1093—1106.

Дмитриева Е. В. Лишайниковые сосняки северо-запада Карельского перешейка // Вестн. ЛГУ. 1979. Сер. 3: Биол. Вып. 3. № 18. С. 59—71.

Дыренков С. А. Методика выделения лесотипологических единиц и установления их потенциальной продуктивности // Методические указания к определению потенциальной производительности лесов. Пушкино, 1973. С. 51—59.

Дыренков С. А., Лешок В. И. Болотные сосняки Южной Карелии // Болотные экосистемы Европейского Севера. Петрозаводск, 1988. С. 59—72.

Карпенко А. С. Сосновые леса. Североевропейские сосновые леса // Растительность европейской части СССР. Л., 1980. С. 117—133.

Колесников Б. П. Лесная растительность юго-восточной части бассейна Вычегды. Л., 1985. 216 с.

Коротков К. О. Леса Валдая. М., 1991. 160 с.

Корчагин А. А. Растительность северной половины Печорско-Ылычского заповедника // Тр. Печорско-Ылычского заповедника. 1940. Вып. 2. С. 5—415.

Кузнецов О. Л. Разнообразие облесенных болотных сообществ Карелии // Коренные леса таежной зоны Европы: современное состояние и сохранение (материалы международной научно-практической конференции). Петрозаводск, 1999. С. 146—148.

Кузнецов О. Л. Тополого-экологическая классификация растительности болот Карелии // Динамика болотных экосистем северной Евразии в голоцене. Петрозаводск, 2000. С. 28—33.

Кузнецов О. Л. Тополого-экологическая классификация растительности болот Карелии (омбротрофные и олиготрофные сообщества) // Тр. КарНЦ РАН. Петрозаводск, 2005. Вып. 8: Биоразнообразие, динамика и ресурсы болотных экосистем Восточной Фенноскандии. С. 15—46.

Курнаев С. Ф. Основные типы леса боровых сосняков южной тайги Ярославской области // Сосновые боры подзоны южной тайги и пути ведения в них лесного хозяйства. М., 1969. 297 с.

Кутенков С. А. Растительность болотных лесов среднетаежной подзоны Карелии // Болотные экосистемы севера Европы: разнообразие, динамика, углеродный баланс, ресурсы и охрана. Петрозаводск, 2006. С. 159—172.

Кучеров И. Б., Кутенков С. А., Максимов А. И. и др. Незаболоченные сосновые леса заповедника «Кивач» (Карелия) // Бот. журн. 2007. Т. 92. № 10. С. 1515—1535.

Кучеров И. Б., Филимонова Л. В., Кутенков С. А. и др. Географическая структура лесных ценофлор заповедника «Кивач» // Тр. КарНЦ РАН. Петрозаводск, 2006. Вып. 10: Природа государственного заповедника «Кивач». С. 71—84.

Лащенкова А. Н. Сосновые леса // Производительные силы Коми АССР. 1954. Т. 3. Ч. 1. С. 126—156.

Леонтьев А. М. Растительность Беломорско-Кулойской части Северного края // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3: Геоботаника. 1937. Вып. 2. С. 81—222.

Лопатин В. Д., Волков А. Д., Воронова Т. Г. Метод экоценотических координат при изучении лесов таежной зоны // Структура и динамика лесных ландшафтов Карелии. Петрозаводск, 1985. С. 159—180.

Любимова А. А. Растительность и почвы побережья оз. Ловозеро (Кольский полуостров) // Тр. БИН АН СССР. 1937. Сер. 3: Геоботаника. Вып. 2. С. 345—489.

Морозова О. В., Коротков В. Н. Классификация лесной растительности Костомукшского заповедника // Заповедное дело. М., 1999. Вып. 5. С. 56—78.

Некрасова Т. П. Очерк растительности Лапландского заповедника // Тр. Ленингр. о-ва естествоиспыт. 1935. Т. 64. Вып. 2. С. 239—272.

Нешатаев В. Ю. Некоторые ассоциации заболоченных сосняков Ленинградской области // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 10. С. 1362—1373.

Нешатаев В. Ю. Изменение растительности травяно-сфагновых сосняков под влиянием осушения // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 4. С. 429—440.

Нешатаев В. Ю., Нешатаева В. Ю. Синтаксономическое разнообразие сосновых лесов Лапландского заповедника // // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 1. С. 99—121.

Нешатаев В. Ю., Потокин А. Ф., Томаева И. Ф. и др. Растительность, флора и почвы Верхне-Тазовского государственного заповедника. СПб., 2002. 154 с.

Никольский П. Н., Изотов И. И. Очерк растительности полосы вдоль Парандово-Ругозерского тракта // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3: Геоботаника. 1936. Вып. 3. С. 345—394.

Ниценко А. А. О процессах развития растительности на обнаженных скалах // Учен. записки ЛГУ. Сер. биол. наук. 1951. № 143. Вып. 30. С. 86—111.

Ниценко А. А. Леса долгомошники в ботаническом и мелиоративном отношении // Учен. записки ЛГУ. Сер. биол. наук. 1954. № 167. Вып. 34. С. 137—150.

Ниценко А. А. Сосновые леса Ленинградской области // Вестн. ЛГУ. 1960. Сер. 3: Биол. Вып. 4. № 21. С. 22—33.

Поварніцин В. О. Ліси Украïньского Полісся. Киïв, 1959. 207 с.

Пьявченко Н. И. Типы заболачивания лесов в бассейне Северной Двины // Материалы по изучению лесорастительных условий на торфяно-болотных почвах лесной зоны и в тундре // Тр. Ин-та леса. М., 1957. Т. 36. С. 5—55.

Пьявченко Н. И. Лесное болотоведение. М., 1963. 192 с.

Рутковский В. И. Типы лесов Кемского края АКССР // Тр. Ин-та изучения леса АН СССР. 1933. Т. 1. С. 1—97.

Рысин Л. П. Сосновые леса европейской части СССР. М., 1975. 212 с.

Салтыковская Т. О. К вопросу об отнесении сфагновых сосняков к лесному или болотному типу растительности // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 5. С. 83—88.

Самбук С. Г. Классификация сосновых лесов Северного Приладожья // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 4. С. 441—449.

Самбук С. Г. Олиготрофные сфагновые сосновые леса на Северо-Западе европейской части СССР // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 11. С. 1523—1532.

Самбук С. Г. Заболоченные сосновые леса европейской части СССР // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 4. С. 537—547.

Самбук Ф. В. Растительные ассоциации на желто-подзолистых почвах Коношской дачи Вологодской губернии // Журн. Русск. Бот. о-ва. 1927. Т. 12. № 1—2. С. 33—58.

Самбук Ф. В. Наблюдения над сосновыми борами и ключевыми болотами долины и бассейна р. Облы, притока р. Луги // Тр. Бот. музея АН СССР. 1930. Т. 22. С. 277—310.

Самбук Ф. В. Печорские леса // Тр. Бот. музея АН СССР. 1932. Т. 24. С. 63—245.

Семенова-Тян-Шанская А. М. Сосновые леса // Растительный покров СССР: Пояснительный текст к «Геоботанической карте СССР» М. 1: 4 000 000. М.; Л., 1956. Т. 1. С. 217—248.

Смагин В. А. Болотные сосняки на Северо-Западе РСФСР // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 2. С. 255—263.

Смагин В. А. Болотные березняки и евтрофные сосняки Северо-Запада РСФСР // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 3. С. 365—377.

Смагин В. А. Ассоциации лесных болот класса Vaccinietea uliginosi на севере европейской России // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 3. С. 83—94.

Смирнова З. Н. Лесные ассоциации северо-западной части Ленинградской области // Тр. Петергоф. естеств. -науч. ин-та. 1928. № 5. С. 119—258.

Соколов С. Я. Краткий очерк типов леса внеленинградской группы учебно-опытных лесничеств Ленинградского Лесного института // Природа и хозяйство учебно-опытных лесничеств Ленинградского Лесного института. М., 1928. С. 37—46.

Соколов С. Я. Типы леса восточной части Баково-Варнавинского учебно-опытного леспромхоза // Природа и хозяйство учебно-опытных лесничеств Ленинградского Лесного института. М., 1931. Вып. 2. С. 115—261.

Соколова Л. А. Растительность района Лоухи-Кестеньгского тракта (Карелия) // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3: Геоботаника. 1936. Вып. 3. С. 241—306.

Соколова Л. А. Материалы к геоботаническому районированию Онего-Северодвинского водораздела и Онежского полуострова // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3: Геоботаника. 1937. Вып. 2. С. 9—80.

Солоневич К. И. Геоботанический очерк района западной части Кемь-Ухтинского тракта (Карелия) // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3: Геоботаника. 1934. Вып. 1. С. 53—87.

Сукачев В. Н. Руководство к исследованию типов лесов. 3-е изд. М., 1931. 328 с.

Усков С. П. Типы лесов Карелии. Петрозаводск, 1930. 87 с.

Федорчук В. Н., Дыренков С. А. Выделение и распознавание типов леса. Л., 1975. 54 с.

Цветков В. Ф., Семенов Б. А. Сосняки Крайнего Севера. М., 1985. 115 с.

Цинзерлинг Ю. Д. География растительного покрова Северо-Запада европейской части СССР. Л., 1932. 376 с.

Чертов О. Г. Определение типов гумуса лесных почв: Методические указания. Л., 1974. 16 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 991 с.

Шишков И. И., Докудовский И. Е. Типы леса Лисинского учебно-опытного лесхоза и их хозяйственное использование. М., 1963. 111 с.

Шиманюк А. П. Опыт изучения северных лесов. М.; Л., 1931. 104 с.

Яковлев Ф. С., Воронова В. С. Типы лесов Карелии и их природное районирование. Петрозаводск, 1959. 190 с.

Brandt A. Hiisjarven luonnonpuiston kasvillisuudesta // Silva Fennica. 1933. Vol. 32. 108 p.

Cajander A. K. Über Waldtypen in allgemeinen // Acta Forest. Fenn. 1921. Vol. 20. N 1. 41 S.

Dierßen K. Vegetation Nordeuropas. Stuttgart, 1996. 839 S.

Ellenberg H. Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. 5. Aufl. Stuttgart, 1996. 1095 S.

Eurola S., Hicks S., Kaakinen E. Key to Finnish mire types // European Mires. L., 1984. 117 p.

Heikurainen L. Suo-opas. 3: Uudistettu pianos. Helsinki, 1978. 51 l.

Ignatov M. S., Afonina O. M. Check-list of mosses of the former USSR // Arctoa. 1992. Vol. 1. P. 1—85.

Kielland-Lund J. Die Waldgesellschaften SO Norwegens // Phytocoenologia. 1981. Vol. 9. N 1—2. P. 53—250.

Matuszkiewicz W. Zur Systematik der natürlischen Kiefernwälder des mittel- und osteuropäischen Flachlandes // Mitt. flor.-soz. Arb.-gem. N. F. 1962. Bd 9. S. 145—186.

Matuszkiewicz W., Matuszkiewicz J.-M. Przegląd fitosocjologiczny zbiorowisk leśnych Polski. Cz. 2. Bory sosnowe // Phytocoenosis. 1973. Vol. 2. N 4. P. 273—356.

Matuszkiewicz W., Matuszkiewicz A., Matuszkiewicz J.-M. Zur Syntaxonomie der Walgesellschaften im Nationalpark Oulanka, Nordost-Finnland // Aquilo. 1995. Ser. Bot. T. 35. S. 1—29.

Oberdorfer E. Süddeutsche Pflanzengesellschaften. Teil 4: Wälder und Gebüsche. 2. Aufl. Jena, 1992. A. Textband: 282 S. — B. Tabellenband: 580 S.

Paal J. Eesti taimkatte kastukohatüüpide klassifikatsioon. Tallinn, 1997. 297 l.

Påhlsson L. (ed.) Vegetationstyper i Norden. Köpenhavn, 1994. 627 s.

Passarge H., Hoffmann G. Pflanzengesellschaften des nordostdeutschen Flachlandes. Teil 2 // Pflanzensoziologie. Jena, 1968. Bd 16. S. 199—219.

Pott R. Pflanzengesellschaften Deutschlands. 2. Aufl. Stuttgart, 1995. 622 S.

Vitikainen O., Ahti T., Kuusinen M. et al. Checklist of lichens and allied fungi of Finland // Norrlinia. 1997. N 6. P. 1—123.

SUMMARY

On the basis of 76 relevés, collected in Kivach strict nature reserve, a key area for Karelia Onegensis, Russia, in 1996—2004, the 10 syntaxa of wet Scots pine forests, including 8 associations with 4 subassociations and 2 variants, are recognized according to the combined dominant-floristic approach to vegetation (Vasilevich, 1995). They are: 1 — Sphagno russowii—Pinetum; 2 — Polytricho—Pinetum; 3 — Equiseto sylvatici—Pinetum: 3.1 — typicum; 3.2 — calamagrostietosum phragmitoidis; 4 — Menyantho-Pinetum calamagrostietosum phragmitoidis; 5 — Molinio-Pinetum; 6 — Carici caespitosae—Pinetum; 7 — Sphagno girgensohnii—Pinetum; 8 — Ledo—Pinetum: 8.1 — caricetosum globularis; 8.2 — rubetosum chamaemori prov.: 8.2.1 — variant with *Picea × fennica*; 8.2.2 — with *Betula nana*. For all the syntaxa, their geographical distribution is traced. The synoptic table is given for eight of the syntaxa (excl. 5, 6, and 7). Each of the units is compared to those previously described from European Russia (following both the classical dominant approach to vegetation and the «cross-table» method, assumed in forest typology) and the Nordic countries (according to the Finnish mire site system), also to the syntaxa recognized according to the Braun-Blanquet approach.

УДК 581.9 (471.13) Бот. журн., 2008 г., т. 93, № 4

© Г. С. Шушпанникова, А. М. Попова

ОСОКОВЫЕ СООБЩЕСТВА В ПОЙМЕ РЕКИ ВЫЧЕГДА

G. S. SHUSHPANNIKOVA, A. M. POPOVA.
SEDGE COMMUNITIES OF THE VYCHEGDA RIVER FLOOD-PLAIN

Сыктывкарский государственный университет
167001 Сыктывкар, Октябрьский пер., 55
E-mail: botany@syktsu.ru
Поступила 11.04.2006
Окончательный вариант получен 15.08.2007

Показано разнообразие осоковых сообществ в пойме р. Вычегда. На основе эколого-флористической классификации выделено 6 ассоциаций, 15 вариантов, отнесенных к классу Phragmiti—Magnocaricetea Klika in Klika et Novak 1941.

Ключевые слова: осоковые сообщества, пойма, флористическая классификация, Северо-Восток европейской части России.

Предыдущее типологическое изучение травянистой растительности поймы р. Вычегды было выполнено более 40 лет тому назад (Котелина, 1959). При классификации растительных сообществ таежной зоны Северо-Востока европейской части России, в том числе и пойменных, использовался классической эколого-фитоценотический подход. Его применение в последнем случае затруднено. Это связано с разнообразием пойменных экотопов, динамичностью аллювиального субстрата, разнообразным сочетанием факторов на относительно небольшой площади, наличием большого количества содоминантов в травостое. Выходом в данной ситуации является использование эколого-флористического метода Браун-Бланке (Westhoff, Maarel, 1973; Дымина, 1981; Воронова, 1984; Смагин, 2000; Титов, Потокин, 2001; Чемерис, 2004; Миркин, Наумова, 1998; Василевич, Беляев, 2005).

Основной целью наших исследований явилось выявление ценотического разнообразия осоковой растительности и проведение ее классификации. В данной статье дан обзор выделенных нами таксономических единиц, отнесенных к классу Phragmiti—Magnocaricetea.

Работы проводились в пойме р. Вычегды и ее притоков. Р. Вычегда, крупнейший приток р. Северная Двина, берет начало на склонах Южного Тимана из болота

Дзюрнюр. Ее общая длина 1130 км, площадь водосбора 121 тыс. км^2. В пределах границ Республики Коми протяженность реки составляет 914 км. Основные ее притоки — реки Сысола, Вымь, Пожег, Кажым и Виледь (Атлас Коми АССР, 1964).

Р. Вычегда относится к типу равнинных рек с сильно меандрирующим неустойчивым руслом, что связано со строением ее берегов, сложенных в основном четвертичными и современными аллювиальными отложениями в виде песков и глин.

В строении долины р. Вычегды можно выделить 4 террасы. Для нас наибольший интерес представляет первая терраса — пойменная. Она возвышается над уровнем реки на 2—5 м. В понятие первой террасы включается как современная, ежегодно заливаемая, так и старая пойма, уже вышедшая из зоны ежегодного заливания (Котелина, 1959) и характеризующаяся ослабленным аллювиальным процессом. Вторая терраса — боровая, представляет собой холмистую равнину, пониженные участки которой заняты верховыми болотами, а песчаные холмы — сосновыми борами. За второй террасой располагаются третья и четвертая, занятые в основном лесами, болотами и пашнями.

Рельеф современной поймы неровный, с многочисленными старицами, озерами, протоками. Ширина поймы изменяется от 80—100 м в верхнем течении до 1—2 км в среднем и нижнем течениях. В ее поперечном профиле можно различить 3 зоны: приречную, среднюю и приматериковую (Шенников, 1941). Приречная зона характеризуется резкогривистым рельефом (ширина грив 3—5 м, высота 3—4 м от основания грив; глубина межгривных понижений 2—3 м от основания грив, ширина 2—3 м), здесь развиты дерново-аллювиальные почвы. Средняя зона, занимающая обычно большую часть поймы, имеет плоскогривистый рельеф (ширина грив 4—6 м, высота 2—3 м от основания грив; глубина межгривных понижений 2 м, ширина 3—4 м). Почвы на ней пойменные дерновые, супесчаные и суглинистые. Приматериковая зона характеризуется слабохолмистым рельефом (ширина грив 5—7 м, высота 1 м от основания грив; глубина межгривных понижений 1—2 м, ширина до 10 м), значительной заболоченностью, преобладанием глеевых и глееватых почв.

Это схематическое деление поймы на зоны часто бывает нарушено деятельностью реки. Местами выражена не пойменная, а старопойменная или же боровая терраса.

По геоморфологической классификации Р. А. Еленевского (1936), пойму р. Вычегды можно отнести к классу развитых пойм, к группе типов сегментно-гривистых и к типу ступенчато-гривистых пойм, характеризующихся наличием старой поймы.

По относительной высоте отдельных частей поймы и режима их заливания (Шенников, 1941) ее можно разделить на пойму низкого, среднего и высокого экологического уровней. Наиболее широко представлены низкая пойма, в пределах которой относительная высота суши в межень не превышает 1.5—1.8 м. Затапливается ежегодно на длительный период (1—2 мес). Территория среднего экологического уровня приподнята над поверхностью «низкой» поймы на 0.5—1.0 м и затапливается в годы со средними паводками на 30—40 дней. Высокая пойма (3—4 м в межень) не образует больших массивов и заливается только в наиболее многоводные годы.

Материал и методика

Основными центрами исследований явились участки поймы, расположенные близ населенных пунктов в верхнем (с. Пожег), среднем (с. Усть-Кулом, с. Керес, пос. Подтыбок, с. Вомын, м. Биостанция, г. Сыктывкар, пос. Кажым) и нижнем (с. Ильинско-Подомское) течениях р. Вычегды и ее притоков. Поперек поймы от

уреза воды до первой надпойменной террасы закладывались трансекты (на расстоянии 50—100 м друг от друга). Геоботанические описания (10 × 10 м) выполнялись по стандартной методике (Нешатаев, 1987). Пробные площади закладывались одна за другой вдоль трансекты. Для характеристики почвенного покрова были отобраны образцы почв с каждой пробной площади в 4-кратной повторности и проведен их химический анализ: определение кислотности, содержание гумуса (Практикум, 1973). Биологическая продуктивность надземной фитомассы сообществ разных ассоциаций оценивалась по результатам общих укосов с пробных площадок размером 1 × 1 м в 4-кратной повторности. Укосы обрабатывались в абсолютно сухом виде.

Классификация синтаксонов проведена по методике Браун-Бланке (Westhoff, Maarel, 1973) и с помощью программы А. Б. Новаковского (2004). Проективное покрытие видов оценивалось по 5-балльной шкале: 1 — до 5 %, 2 — 6—25, 3 — 26—50, 4 — 51—75, 5 — 76—100 %. В обработку включено 151 геоботаническое описание.

Названия видов сосудистых растений даны по сводке С. К. Черепанова (1995), мхов — по монографии Т. П. Шубиной и Г. В. Железновой (2002).

Результаты исследования

Осоковые сообщества поймы Вычегды и ее притоков относятся к классу Phragmiti—Magnocaricetea, порядку Magnocaricetalia, союзу Magnocaricion elatae.

Продромус

Класс **Phragmiti—Magnocaricetea** Klika in Klika et Novak 1941
  Порядок **Magnocaricetalia** Pignatti 1953
    Союз **Magnocaricion elatae** W. Koch 1926
      Асс. **Caricetum acutae** Tx. 1937
        Вар. Comarum palustre
        Вар. Equisetum palustre
        Вар. Lysimachia vulgaris
        Вар. Rorippa amphibia
        Вар. Typicum
      Асс. **Caricetum rostratae** Rubel 1912
        Вар. Comarum palustre
        Вар. Equisetum palustre
        Вар. Typicum
      Асс. **Caricetum vesicariae** Br.-Bl. et Denis 1926
        Вар. Comarum palustre
      Асс. **Caricetum aquatilis** Sambuk 1930
        Вар. Comarum palustre
        Вар. Lysimachia vulgaris
      Асс. **Caricetum cespitosae** Palczynksi 1975
        Вар. Filipendula ulmaria
      Асс. **Phalaroideto—Caricetum acutae** Naumova 1986
        Вар. Carex acuta
        Вар. Comarum palustre
        Вар. Calamagrostis purpurea

Союз Magnocaricion elatae объединяет осоковые сообщества низкого и среднего экологического уровней. Почвы аллювиальные луговые кислые с переходом к лугово-болотным. В составе сообществ с довольно высокими константностью и проективным покрытием присутствуют такие крупные осоки, как *Carex acuta*, *C. aquatilis*, *C. vesicaria*, виды болотного разнотравья (*Caltha palustis*, *Galium palustre*, *Stellaria palustris*). Пойменные осоковые сообщества представлены 6 ассоциациями.

Асс. Caricetum acutae Tx. 1937
(табл. 1)

Характерный вид: *Carex acuta*.

Синонимы: Caricetum gracilis Almquist 1929, Caricetum gracilis Savich 1926.

Сообщества ассоциации имеют один ярус сомкнутостью 90 % и высотой 50—60 см. Содоминантами осоки острой выступают виды избыточно увлажненных местообитаний (*Comarum palustre*, *Rorippa amphibia*, *Equisetum fluviatile*, *E. palustre*, *Lysimachia vulgaris*). Мезофильные растения здесь единичны (*Veronica longifolia*, *Galium boreale*, *Vicia cracca* и др.). Общий список видов ассоциации включает в себя 84 вида сосудистых растений. Видовая насыщенность сообществ изменяется от 9 до 34 видов. Используются как сенокосные угодья, на которых после скашивания травы эпизодически производится выпас по отаве. Биологическая продуктивность составляет 150—220 г/м^2. Качественное осоковое сено содержит более 17 % протеина (Мартыненко и др., 1994).

Е. П. Матвеева (1967) для Прибалтики выделяет несколько группировок остроосочников с участием *Lysimachia vulgaris*, *Comarum palustre*, *Equisetum fluviatile*, *Phalaroides arundinacea*, *Calamagrostis neglecta*, *Carex rostrata*. Она отмечает, что эти группировки представляют собой сезонные и погодичные аспекты острoосоковой, а иногда и других близких по экологическому ряду формаций, но не являются определенно сформировавшимися ассоциациями. В монографии А. Г. Вороновой «Луга Нечерноземья» (1984) в качестве причины внутренней дифференциации данной ассоциации выступает интенсивность пастбищного воздействия: более 50 % участков субасс. lysimachetosum vulgaris являются пастбищами, остальные — сенокосами, более 50 % сообществ субасс. typicum и comaretosum palustris не используются.

По литературным данным, сообщества Caricetum acutae широко встречаются в поймах практически всех рек Западной, Средней и Восточной Сибири и других частей Азиатского материка, по всей европейской части (Blazkova, 1971; Смагин, 2000; Тетерюк, Соломещ, 2003, и др.), встречаясь в поймах Печоры (Самбук, 1930), Нечерноземья (Воронова, 1984), Таза (Титов, Потокин, 2001). Н. С. Котелина (1959) отмечала в пойме р. Вычегды чистые стройноосочники и с доминированием осоки пузырчатой и вейника пурпурного. Нами в пойме Вычегды и ее притоков выделено 5 вариантов.

Вар. Comarum palustre (табл. 1, вар. 1).

Представлен 28 сообществами, описания которых сделаны по межгривным понижениям (глубина 2 м, ширина 2 м) приречной и средней зоны поймы р. Вычегды (с. Устье-Кулом, с. Керес, пос. Подтыбок) и ее притоков — Сысолы (г. Сыктывкар) и Виледи (с. Ильинско-Подомское). Местообитания низкого экологического уровня. Почвы слабо аллювиальные (2—5 мм наилка), слабо кислые (pH 5.5—6.5), с низкой зольностью (4 %). Увлажнение проточное, избыточное. Общее проективное покрытие травостоя — 70—80 %. Высота его основной массы — 40—55 см.

ТАБЛИЦА 1

Ассоциация Caricetum acuta Tx. 1937

Вариант	Comarum palustre (1)							Equisetum palustre (2)			Lysimachia vulgaris (3)			Rorippa amphibia (4)	Tupicum (5)			Постоянство	Общее постоянство
Географическое положение	УК	КЖ	ИП	С	ПТ	КС	Постоянство	УК	ПЖ	Постоянство	ПЖ	С	Постоянство	КЖ	КЖ	ИП	С		
Число описаний	6	3	4	2	7	6		7	3		3	6		1	8	5	2		
ОПП, %	70	75	80	70	70	70		65	80		80	95		50	80	85	85		
Число видов	18	36	27	12	16	9		15	17		14	44		14	30	23	14		
Д. в. вар. Comarum palustre																			
Comarum palustre	V_{1-2}	V_2	IV_{1-2}	1—2	V_{1-2}	V_1	V_{1-2}	III_2	—	II_2	—	—	—	1	—	—	1	I_1	III_{1-2}
Д. в. вар. Equisetum palustre																			
Equisetum palustre	V_{1-2}	—	—	—	—	—	II_{1-2}	V_{1-2}	V_2	V_{1-2}	—	—	—	—	—	—	—	—	II_{1-2}
Equisetum fluviatile (Ph—M)	I_1	II_{1-3}	II_1	—	—	—	II_{1-3}	II_1	V_2	IV_{1-2}	—	I_2	I_2	—	II_{1-3}	—	—	I_1	III_{1-3}
Д. в. вар. Lysimachia vulgaris																			
Lysimachia vulgaris	—	—	II_1	—	—	—	I_1	—	—	—	V_1	V_1	V_1	—	—	—	1	I_1	II_1
Filipendula ulmaria	—	I_1	II_3	—	II_1	—	II_{1-3}	—	—	—	V_1	V_1	V_1	—	II_{1-2}	—	—	I_1	II_{1-3}
Galium uliginosum (Ca)	—	—	—	—	—	—	I_{1-2}	II_{1-2}	—	I_{1-2}	V_1	II_1	V_1	—	—	—	—	—	I_1
Д. в. вар. Rorippa amphibia																			
Rorippa amphibia	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	I_2
Д. в. асс. Caricetum acutae (Ca)																			
Carex acuta (M)	V_{1-3}	V_2	V_3	2—3	V_3	V_{2-3}	V_{1-3}	V_{2-3}	V_3	V_{2-3}	V_{2-3}	V_{3-4}	V_{2-4}	3	V_{2-3}	V_3	1—2	V_{2-3}	V_{1-4}
Ranunculus repens	—	II_{1-2}	II_1	—	III_1	I_1	III_{1-2}	—	V_2	IV_2	V_{1-3}	IV_1	V_{1-3}	1	I_{1-2}	II_1	2—3	III_{1-3}	IV_{1-3}

Carex vesicaria (M)	—	V_{1-3}	V_{2-3}	3	—	—	III_{1-3}	—	V_1	IV_1	V_{1-2}	I_2	V_{1-2}	1	V_{2-3}	III_{2-3}	2	IV_{2-3}	IV_{1-3}
Poa palustris (M)	V_1	IV_1	III_2	1	—	—	IV_1	V_1	V_2	V_{1-2}	—	—	—	—	II_1	—	1—2	II_1	II_{1-2}
Phalaroides arundianacea (M)	—	IV_{1-2}	II_1	1	—	III_1	III_1	—	V_1	IV_1	—	V_{1-3}	IV_{1-3}	—	III_{1-3}	—	1	III_{1-3}	IV_{1-3}
Д. в. союза Magnocaricion elatae и пор. Magnocaricetalia (M)																			
Galium palustre	V_1	II_1	IV_1	1	—	—	IV_1	V_1	V_2	V_{1-2}	IV_1	I_1	IV_1	1	II_1	—	1	II_1	IV_{1-2}
Mentha arvensis (M)	IV_1	I_1	II_1	—	—	—	II_1	II_1	V_1	V_1	V_1	I_1	IV_1	1	I_2	I_{1-2}	1	II_{1-2}	III_{1-2}
Scutellaria galericulata (Ph—M)	II_1	I_1	—	—	—	—	I_1	—	V_2	IV_2	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Carex rostrata	—	—	I_1	—	I_1	I_1	I_1	—	—	—	—	I_1	I_1	—	—	—	1	I_1	I_1
Д. в. класса Phragmiti—Magnocaricitea (Ph—M)																			
Alisima plantago-aquatica	V_{1-2}	—	III_1	1	II_1	—	III_{1-2}	V_{1-2}	V_1	V_{1-2}	IV_1	V_1	V_1	—	—	—	1—3	I_1	IV_{1-2}

Примечание. Прочие виды: Вар. 1: *Agrostis canina* (ИП I_1), *A. gigantea* (ИП II_3), *A. stolonifera* (ИП II_1), *Alchemilla gracilis* (КЖ I_1), *Betula pubescens* (КЖ I_1), *Calamagrostis purpurea* (КЖ I_1, С 1—2), *Caltha palustris* (КЖ I_1), *Carex cespitosa* (КЖ I_1), *C. lachenalii* (КЖ II_{2-3}, С 2—3), *C. nigra* (УК V_{1-2}, КЖ I_2), *C. rostrata* (ИП I_1), *C. vulpina* (ИП I_1), *Cicuta virosa* (КЖ I_1), *Coccyganthe flos-cuculi* (ИП II_1), *Dactylis glomerata* (ИП II_1), *Deschampsia cespitosa* (УК V_1, ИП III_1, С 1), *Elytrigia repens* (КЖ I_2), *Epilobium palustre* (КЖ I_1), *Equisetum arvense* (КЖ I_1, ИП II_1), *Galium boreale* (КЖ I_1), *Geum rivale* (УК II_2), *Juncus filiformis* (УК V_{1-2}, С 1), *Lepidotheca suaveolens* (КЖ I_1), *Myosotis palustris* (ИП IV_1, С 1—2), *Naumburgia thyrsiflora* (КЖ I_1), *Prunella vulgaris* (УК III_1), *Ranunculus acris* (ИП IV_1), *Rubus arcticus* (КЖ I_1), *Rumex acetosa* (КЖ I_1), *Poa pratensis* (КЖ I_1), *Rumex crispus* (КЖ I_1, ИП II_3), *Salix phylicifolia* (КЖ I_1), *S. viminalis* (КЖ I_1), *Stellaria palustris* (УК II_1, КЖ I_1), *Thalictrum flavum* (КЖ I_1), *Valeriana wolgensis* (ИП II_3), *Veronica longifolia* (УК V_{1-2}, КЖ II_1, ИП II_2), *Viola palustris* (УК V_1, ИП II_1). Вар. 2: *Agrostis stolonifera* (ПЖ II_1), *Carex nigra* (УК IV_{1-2}), *Coccyganthe flos-cuculi* (ПЖ IV_1), *Deschampsia cespitosa* (УК V_1, ПЖ V_{1-2}), *Geum rivale* (ПЖ IV_1), *Juncus filiformis* (УК V_{1-2}), *Myosotis palustris* (ПЖ IV_1), *Prunella vulgaris* (УК I_1). *Stellaria palustris* (ПЖ II_1), *Veronica longifolia* (УК V_{1-2}), *Vicia cracca* (КЖ I_1), *Viola palustris* (УК V_1). Вар. 3: *Agrostis canina* (С I_1), *A. stolonifera* (ПЖ V_{1-2}), *Alchemilla gracilis* (С I_1), *Alopecurus pratensis* (С IV_2), *Amoria repens* (С IV_1), *Carex nigra* (ПЖ V_{1-2}), *C. praecox* (С IV_2), *C. vulpina* (С IV_2), *Coccyganthe flos-cuculi* (С II_1), *Deschampsia cespitosa* (ПЖ V_{1-3}, С V_{1-3}), *Epilobium palustre* (С II_1), *Festuca rubra* (С II_1), *Galium boreale* (С IV_1), *Geum rivale* (С I_1), *Juncus filiformis* (С II_1), *Myosotis palustris* (ПЖ V_{1-3}, С I_1), *Pimpinella saxifraga* (С II_1), *Poa pratensis* (С IV_1), *Ranunculus acris* (С IV_1), *Rumex acetosa* (С IV_1), *R. crispus* (С IV_1), *Stellaria palustris* (ПЖ IV_1, С I_1), *Thalictrum flavum* (С IV_1), *Veronica longifolia* (С II_1), *Vicia cracca* (С II_{1-2}). Вар. 4: *Caltha palustris* (КЖ 1), *Equisetum arvense* (КЖ 1), *Galium boreale* (КЖ 1), *Naumbrgia thyrsidlora* (КЖ 1), *Salix viminalis* (КЖ 1), *Thalictrum flavum* (КЖ 1), *Veronica longifolia* (КЖ 1). Вар. 5: *Agrostis gigantea* (КЖ I_1, ИП II_{1-2}), *Alchemilla gracilis* (КЖ III_{1-2}), *Alopecurus pratensis* (КЖ I_2), *Amoria repens* (КЖ I_2), *Bidens tripartite* (КЖ II_2), *Carex lachenalii* (КЖ III_{1-3}, ИП III_{2-3}), *Carex media* (ИП I_3), *Carex nigra* (КЖ I_2), *Carum carvi* (КЖ I_1), *Chamaenerion angustifolium* (КЖ I_1), *Deschampsia cespitosa* (ИП I_1, С 1—2), *Dianthus superbus* (КЖ I_2), *Elytrigia repens* (ИП I_1), *Equisetum arvense* (КЖ I_1, ИП I_1), *Equisetum pratense* (ИП I_2), *Galium boreale* (КЖ I_2, ИП I_1), *Geranium sylvaticum* (КЖ I_2), *Geum rivale* (КЖ I_1), *Hypericum perforatum* (КЖ I_1), *Juncus filiformis* (ИП I_2), *Lepidotheca suaveolens* (ИП I_1), *Myosotis palustris* (КЖ I_2, ИП II_{1-2}), *Oxalis acetosella* (ИП I_1), *Pimpinella saxifraga* (КЖ I_1), *Plantago media* (КЖ I_1), *Ranunculus polyanthemos* (ИП II_2), *Rumex acetosa* (ИП I_2), *Rumex crispus* (ИП II_{1-2}), *Solidago virgaurea* (КЖ I_1), *Stellaria palustris* (ИП I_1), *Trifolium pratense* (ИП I_2), *Turritis glabra* (ИП II_2), *Valeriana wolgensis* (КЖ II_{1-2}, ИП I_1), *Veronica longifolia* (КЖ I_1, ИП II_1). Здесь и далее в табл. 1—4: римскими цифрами обозначен класс постоянства видов, арабскими — проективное покрытие видов. Если число описаний менее 3, то приведено только проективное покрытие. Географическое положение: УК — с. Усть-Кулом, КЖ — пос. Кажым. ИП — с. Ильинско-Подомское, С — Сысола (г. Сыктывкар), ПТ — пос. Подтыбок, КС — с. Керес, ПЖ — с. Поже, ВМ — с. Вомын, СТ — с. Сторожевск, Б — м. Биостанция. Здесь и в табл. 2, 4: Ph—M — дифференциальные виды (д. в.) класса Phragmiti—Magnocaricetea, M — д. в. порядка Magnocaricetalis, Ca — д. в. варианта Caricetum acutae, Ph—C — д. в. ассоциации Phalaroideto—Caricetum acutae.

Травостой подразделяется на 3 подъяруса: первый (высота 100 см) образует *Carex acuta* с примесью *Phalaroides arundinacea*; второй (высота 50 см) — *Comarum palustre*, *Ranunculus acris*, *Cicuta virosa*; третий (высота 20 см) — *Potentilla anserina*, *Ranunculus repens*. Общее число видов в синтаксоне равно 55. Видовая насыщенность сообществ изменяется в широких пределах (от 9 до 34 видов на пробной площади). Урожайность составляет 200—310 г/м². Данные сообщества используются в качестве сенокосов.

Вар. Equisetum palustre (табл. 1, вар. 2).

Представлен 10 сообществами, которые расположены по межгривным понижениям (глубина 1—1.5 м, ширина 2 м) в средней зоне поймы р. Вычегды (с. Усть-Кулом) и р. Пожег (с. Пожег). Почвы аллювиальные иловато-глеевые. Наблюдается длительный застой талых вод. Общее проективное покрытие травостоя — 65—80 %. Он подразделяется на 2 подъяруса. Верхний (высота 100 см) образуют осоки и хвощ топяной, нижний (высота 50 см) — хвощ болотный. Моховой ярус образован *Calliergon giganteum*. Общее число видов варианта невысокое (25). Видовая насыщенность сообществ составляет 11—19 видов.

Вар. Lysimachia vulgaris (табл. 1, вар. 3).

Представлен 9 сообществами, описания которых выполнены по межгривным понижениям (глубина 1.5 м, ширина 5 м) в средней и приматериковой зонах поймы рек Пожег и Сысолы. Местообитания с переменным режимом увлажнения, выносящие и длительное затопление. Общее проективное покрытие травостоя 80—95 %. Он подразделен на 2 подъяруса: верхний (высота 100 см) — осоковый, нижний (высота 60 см) — из гигрофильного разнотравья (*Lysimachia vulgaris*, *Filipendula ulmaria*, *Alisma plantago-aquatica* и др.). Общее число видов варианта равно 46. Видовая насыщенность сообществ составляет 20—24 вида.

Вар. Rorippa amphibia (табл. 1, вар. 4).

Представлен одним сообществом, которое расположено в приречной зоне поймы р. Кажым на песчаных косах. Местообитание низкого экологического уровня. Почва слабо аллювиальная (2 мм наилка), увлажнение поемное. Общее проективное покрытие травяного яруса составляет 50 %. Он подразделяется на 2 подъяруса. Верхний подъярус (высота 90 см) — осоковый, нижний (высота 45 см) представлен *Rorippa amphibia*, *Equisetum arvense*. Видовая насыщенность сообществ — 14 видов. Данное сообщество представляет начальную стадию зарастания песчаных откосов приречной зоны поймы, сменяемую затем ивняками из *Salix viminalis*.

Вар. Typicum (табл. 1. вар. 5).

Выделен на основании 15 сообществ, которые описаны в поймах рек Кажым, Виледь и Сысола. Сообщества занимают нижние части склонов прирусловых валов, приурочены к иловато-глеевым почвам. Общее проективное покрытие травостоя составляет 80—85 %. Высота его основной массы — 50 см. Травяной ярус разделяется на 2 подъяруса. В первом (высота 100 см) содоминируют *Carex acuta* и *C. vesicaria*. Второй подъярус (высота 50 см) образуют малообильные виды (*Ranunculus repens*, *Myosotis palustris*, *Juncus filiformis*, *Bidens tripartita*, *Stellaria palustris* и др.). Общее число видов — 45. Видовая насыщенность фитоценозов — 6—18. Используются как сенокосы и пастбища. Урожайность составляет 190—200 г/м².

По мере усиления застойности увлажнения, ухудшения аэрации и бедности почв *Carex acuta* замещается *Carex rostrata*.

Асс. Caricetum rostratae Rubel 1912
(табл. 2, асс. 1).

Характерный вид: *Carex rostrata*.

Синонимы: Caricetum rostratae Osvald 23; Caricetum inflato-vesicaria Koch 25; Lysimachia thysiflora—Carex rostrata Gesellschaft Jeschke 63; Comaro—Caricetum rostratae Smagin, 95.

Сообщества имеют сомкнутый осоковый ярус (90 %), образованный *Carex rostrata*. В травостое хорошо выражен подъярус болотного разнотравья. В ряде сообществ с осокой содоминируют *Comarum palustre*, *Equisetum palustre*, *E. fluviatile*, *Lysimachia vulgaris*. Постоянно встречаются *Deschampsia cespitosa*, *Ranunculus acris*, *Juncus filiformis*. Сообщества отличаются невысоким видовым разнообразием (3—18 видов). Всего ассоциация включает 42 вида сосудистых растений. Моховой ярус образуют гипновые мхи (*Aulacomnium palustre*, *Drepanocladus vernicosus*).

Для Архангельской и Вологодской областей и Республики Коми В. А. Смагин (2000) в пределах ассоциации выделил 2 субассоциации: caricetosum rostratae и comaretosum palustris.

Он отметил, что данный синтаксон имеет широкий ареал, его сообщества заходят далеко на север, дальше сообществ остальных ассоциаций порядка Magnocaricetalia. В пойме р. Вычегды и ее притоков ассоциация представлена 11 фитоценозами, описанными в приречной зоне поймы на границе с водной поверхностью и по межгривным понижениям (глубина 1—3 м, ширина 2—3 м). Ассоциация представлена 4 вариантами.

Вар. Comarum palustre (табл. 2, асс. 1, вар. А).

Представлен 4 сообществами, расположенными по межгривным понижениям (глубина 2—3 м, ширина 3 м) приречной зоны поймы р. Сысолы (г. Сыктывкар) и р. Пожег. Почвы аллювиальные болотные иловато-торфяные, дренаж слабый, увлажнение избыточное. Общее проективное покрытие травостоя 90 %. Для него характерны два подъяруса. Первый подъярус (высота 100 см) образует *Carex rostrata* (пр. покр. 50 %). Во втором (высота 50 см) преобладают *Comarum palustre* и *Menyanthes trifoliata*, довольно обильно и постоянно присутствуют *Agrostis canina* и другое болотное разнотравье (*Alisma plantago-aquatica*, *Galium palustre*, *G. uliginosum* и др.). Моховой ярус составляют *Aulacomnium palustre* и *Drepanocladus vernicosus*. Общее число видов невелико (20 видов сосудистых растений). Видовая насыщенность сообществ составляет 11—17 видов.

Вар. Equisetum palustre (табл. 2, асс. 1, вар. Б).

Представлен 5 сообществами, описанными по межгривным понижениям (глубина 2 м, ширина 3 м) средней зоны поймы р. Сысолы и ее притока р. Пожег. Почвы аллювиальные болотные иловато-торфяные. Торфообразовательный процесс протекает наряду с заилением профиля благодаря деятельности полых вод. Общее проективное покрытие травостоя 80—97 %. Травостой подразделяется на 2 подъяруса. Верхний (высота 100 см) образуют осоки (*Carex rostrata*, *C. acuta*) и хвощ топяной. Второй (высота 40 см) состоит из *Equisetum palustre* и влаголюбивого разнотравья (*Galium palustre*, *Ranunculus repens*, *Juncus filiformis*, *Myosotis palustris* и др.). Характерно большее по сравнению с другими вариантами участие мезофильных видов растений (*Achillea millefolium*, *Leucanthemum vulgare*, *Lathyrus pratensis*, *Vicia sepium* и др.). Моховой ярус — из тех же видов, что и в других сообществах данной ассоциации. Общее число видов синтаксона в пределах ассоциации наибольшее (32 вида). Видовая насыщенность сообществ — 11—18 видов.

ТАБЛИЦА 2

Ассоциация Caricetum rostratae Rubel 1912, Caricetum aquatilis Sambuk 1930, Caricetum vesicariae Br.-Bl. et Denis 1926

Ассоциация	Caricetum rostratae (1)						Caricetum aquatilis (2)					Caricetum vesicariae (3)			Общее постоянство
Вариант	Comarum palustre (А)	Equisetum palustre (Б)		Typicum (В)		Постоянство	Comarum palustre (А)			Постоянство	Lysimachia vulgaris (Б)	Comarum palustre (А)		Постоянство	
Географическое положение	С	ПЖ	С	КЖ	С		КЖ	ПИ	ВМ		ПТ	КЖ	ВМ		
Число описаний	2	3	2	2	2		1	4	10		1	3	2		
ОПП, %	90	80	97	80	80		70	65	75		60	75	70		
Число видов	20	20	19	6	10		21	7	19		7	23	14		
Д. в. вар. Comarum palustre															
Comarum palustre	2—3	V$_{1}$	1	—	—	II$_{1-3}$	3	V$_{1-2}$	V$_{2}$	V$_{1-2}$	—	IV$_{1}$	1	V$_{1}$	IV$_{1-3}$
Д. в. вар. Eqiesetum palustre															
Equisetum palustre	—	V$_{2}$	3	—	—	II$_{2-3}$	—	—	—	—	—	—	—	—	I$_{2-3}$
E. fluviatile	—	V$_{2}$	—	—	—	II$_{2}$	2	—	—	I	—	IV$_{1}$	—	III$_{1}$	III$_{1}$
Д. в. вар. Lysimachia vulgaris															
Lysimachia vulgaris	—	V$_{1}$	1—2	—	—	II$_{1-2}$	—	—	II$_{1}$	I$_{1}$	1	—	—	I$_{1}$	II$_{1-2}$
Filipendula ulmaria	1	IV$_{1-2}$	1	—	—	I$_{1-2}$	1	III1	—	I$_{1}$	—	—	1	I$_{1}$	I$_{1}$
Д. в. асс. Caricetum rostratae															
Carex rostrata (M)	1—3	V$_{2}$	—	3	1—3	V$_{1-3}$	—	II$_{3}$	—	I$_{3}$	1	II$_{1}$	1	IV$_{1}$	IV$_{1-3}$
C. nigra	1—3	—	—	2	1—3	III$_{1-3}$	—	—	—	—	—	—	—	—	II$_{1-3}$
Viola palustris	1—2	—	—	1	1	III$_{1-2}$	—	—	—	—	—	—	—	—	II$_{1-2}$
Agrostis canina	2—3	—	—	—	3	II$_{2-3}$	—	—	—	—	—	—	—	—	I$_{2-3}$
Menyanthes trifoliata	1—3	V$_{1}$	—	—	—	III$_{1-3}$	—	—	II$_{1}$	I$_{1}$	—	—	—	—	II$_{13}$

Д. в. асс. Caricetum aquatilis															
Carex aquatilis	—	—	—	—	—	—	3	V_{2-3}	V_3	V_{2-3}	3	II_1	—	IV_{1-3}	IV_{1-3}
Д. в. асс. Caricetum vesicariae															
Carex vesicaria (M)	—	II_1	—	—	—	I_1	1	—	—	I_1	—	V_{2-4}	3	V_{2-4}	III_{1-4}
Д. в. союза Magnocaricion elatae и пор. Magnocaricetala (M)															
Carex acuta	—	V_1	—	—	—	II_1	1	—	II_1	II_1	—	II_1	—	III_1	III_1
Galium palustre	1	V_{1-2}	—	—	—	II_{1-2}	1	—	—	I_1	—	IV_1	—	IV_1	III_{1-2}
Poa palustris	—	V_1	—	—	—	II_1	—	—	III_1	II_1	—	II_2	1	III_2	II_{1-2}
Phalaroides arundinacea	—	V_1	—	—	—	II_1	1	—	—	I_1	—	IV_{1-2}	—	IV_{1-2}	III_{1-2}
Mentha arvensis	1	—	—	—	1	I_1	1	—	—	I_1	—	—	1	I_1	II_1
Scutellaria galericulata	—	V_1	—	—	—	II_1	—	—	III_1	II_1	—	II_1	—	III_1	IV_1
Д. в. класса Phragmiti—Magnocaricitea															
Alisma plantago-aquatica	1	—	—	—	1	I_1	—	—	V_1	IV_1	—	IV_1	1	V_1	III_1

Примечание. Прочие виды: Ассоциация 1. Вар. А: *Calamagrostis purpurea* (С 1), *Caltha palustris* (С 1), *Festuca rubra* (С 1), *Deschampsia cespitosa* (С 1), *Epilobium palustre* (С 1), *Galium uliginosum* (С 1), *Juncus filiformis* (С 2), *Ranunculus acris* (С 1), *R. repens* (С 1), *Stellaria palustris* (С 1). Вар. Б: *Ranunculus repens* (ПЖ V_1), *Alopecurus pratensis* (С 1), *Juncus filiformis* (ПЖ II_3, С 1), *Epilobium palustre* (ПЖ II_1), *Vicia cracca* (С 1), *Achillea millefolium* (С 1), *Caltha palustris* (С 1), *Geum rivale* (С 1), *Lathyrus pratensis* (С 2), *Prunella vulgaris* (С 1), *Leucanthemum vulgare* (С 1), *Vicia sepium* (С 1), *Rumex acetosella* (С 1), *Scirpus sylvaticus* (С 1), *Alchemilla gracilis* (С 1), *Myosotis palustris* (ПЖ II_1), *Deschampsia cespitosa* (ПЖ V_{1-3}), *Ranunculus acris* (ПЖ IV_{1-3}, С 1), *Agrostis stolonifera* (ПЖ V_{1-3}, С 1). Вар. В: *Agrostis stolonifera* (КЖ 2), *Deschampsia cespitosa* (КЖ 1—2, С 1—2), *Festuca rubra* (КЖ 1, С 1), *Ranunculus acris* (С 1), *Tanacetum vulgare* (С 1). Ассоциация 2. Вар. А: *Betula pubescens* (ВМ I_1), *Calamagrostis purpurea* (КЖ 1), *Caltha palustris* (КЖ 1, ВМ II_1), *Carex cespitosa* (ПТ IV_1, ВМ I_1), *Carex vulpina* (ВМ I_1), *Cicuta virosa* (КЖ 1), *Deschampsia cespitosa* (ВМ I_1), *Galium boreale* (КЖ 1), *Geum rivale* (ПТ IV_1), *Halictrum flavum* (КЖ 1), *Myosotis palustris* (ВМ III_1), *Naumburgia thyrsiflora* (КЖ 1), *Ranunculus acris* (ВМ I_1), *R. repens* (КЖ 2, ВМ III_1), *Rorippa amphibia* (КЖ 1), *Rumex crispus* (КЖ 1), *Salix phylicifolia* (ПТ IV_1, ВМ I_1), *Salix viminalis* (КЖ 1), *Stellaria palustris* (ВМ I_1), *Veronica longifolia* (КЖ 1), *Vicia cracca* (КЖ 1), *Vicia sepium* (ВМ III_1). Вар. Б: *Alnus incana* (ПТ 1), *Deschampsia cespitosa* (ПТ 1), *Rosa acicularis* (ПТ 1), *Salix phylicifolia* (ПТ 1). Ассоциация 3. Вар. А: *Agrostis tenuis* (ВМ 1), *Alnus incana* (ВМ 1), *Betula pubescens* (КЖ II_1, ВМ 1), *Calamagrostis purpurea* (КЖ II_1), *Caltha palustris* (КЖ II_2, ВМ 1), *Carex cespitosa* (КЖ II_1), *C. vulpina* (ВМ 1), *Cicuta virosa* (КЖ II_1), *Equisetum arvense* (КЖ II_1), *Juncus filiformis* (ВМ 1), *Naumburgia thyrsiflora* (КЖ II_1), *Ranunculus repens* (КЖ IV_{1-2}, ВМ 1), *Rorippa amphibia* (КЖ II_1), *Rubus arcticus* (КЖ II_1, ВМ 1), *Rumex crispus* (КЖ II_1), *Salix phylicifolia* (КЖ II_1).

Вар. Typicum (табл. 2, асс. 1, вар. B).

Включает 4 сообщества, описания которых сделаны по межгривным понижениям (глубина 2 м, ширина 2 м) приречной зоны поймы рек Сысолы и Кажым. Почвы аллювиальные болотные иловато-торфяные, увлажнение избыточное. Общее проективное покрытие травостоя составляет 80 %. Сообщества характеризуются бедностью видового состава: общее число видов в синтаксоне — 10. Видовая насыщенность сообществ — 3—8 видов сосудистых растений. Травостой разделен на 2 подъяруса. Верхний (высота 100 см) образует осока пузырчатая с участием щучки дернистой, лютика едкого. Второй (высота 40 см) — *Carex nigra*, *Agrostis stolonifera*. Моховой ярус образован *Aulacomnium palustre, Drepanocladus vernicosus*.

Асс. Caricetum aquatilis Sambuk 1930
(табл. 2, асс. 2).

Характерный вид: *Carex aquatilis*.

Синонимы: Drepanoclado exannulati—Caricetum aquatilis Nordh, 28.

Верхний подъярус травостоя (высота 90 см) образован *Carex aquatilis*, нижний (высота 50 см) сложен *Comarum palustre*, с которым содоминирует *Menyanthes trifoliata*. Видовая насыщенность сообществ изменяется от 7 до 21 вида. Всего в ассоциации выявлено 38 видов сосудистых растений. Моховой ярус присутствует фрагментарно, его образует *Drepanocladus aduncus*.

Водноосоковые сообщества представляют одну из стадий развития низинных травяных болот, сменяемую в процессе эндогенеза переходными травянисто-сфагновыми сообществами (Таран, 1995; Титов, Потокин, 2001, и др.).

Н. С. Котелина (1959) отмечает, что *Carex aquatilis* в пойме р. Вычегды распространена в меньшем обилии, чем *Carex acuta*, *C. vesicaria* и *C. cespitosa*, большей частью она встречается в виде примеси к *C. cuta* вдоль ручьев, небольших речек, водоемов, соединяющихся с рекой, в условиях проточного увлажнения на иловато-глеевых или дерново-глеевых почвах.

Ассоциация обладает широким географическим ареалом, встречаясь в Европе и Сибири (Таран, 1995; Титов, Потокин, 2001; Тетерюк, Соломещ, 2003). Видовой состав мало меняется в зависимости от географического положения. Основу травостоя составляют гигрофиты с бореальными и циркумполярными ареалами.

В пойме р. Вычегды ассоциация представлена 16 сообществами. Включает 2 варианта. Сообщества с доминированием *Carex aquatilis* встречены по межгривным понижениям (глубина 1—2 м, ширина 2 м) приречной зоны поймы р. Вычегды (пос. Подтыбок, с. Вомын) и р. Кажым.

Вар. Comarum palustre (табл. 2, асс. 2, вар. А).

Представлен 15 сообществами, встреченными в приречной зоне по днищу старицы в пойме р. Кажым и по понижениям (глубина 1.5 м, ширина 3 м) средней зоны поймы р. Вычегды (пос. Подтыбок, с. Вомын). Местообитания долгопоемные с наилком до 5 мм. Почвы аллювиальные луговые, кислые (pH 3.6—4.0). Общее проективное покрытие травостоя составляет 65—75 %. Он разделен на 2 подъяруса. Первый подъярус (высота 70 см) образуют *Carex aquatilis*, *Filipendula ulmaria*. Второй (высота 40 см) сформирован *Geum rivale*, *Comarum palustre*, *Carex rostrata*. Моховой ярус представлен фрагментарно и образован *Drepanocladus aduncus*. Всего видов в синтаксоне 37. Видовая насыщенность сообществ изменяется от 7 до 21 вида сосудистых растений. Урожайность 190—210 г/м^2. Данные сообщества используются только как сенокосы.

Вар. Lysimachia vulgaris (табл. 2, асс. 2, вар. Б).

Представлен одним описанием, сделанным в средней зоне поймы р. Вычегды (пос. Подтыбок). Сообщество расположено в межгривном понижении (глубина 1 м, ширина 3 м) вблизи ивняковых зарослей из *Salix viminalis*. Почвы аллювиальные луговые, кислые (pH 3.2—4.5), содержат сравнительно небольшое количество гумуса (около 3.2—3.9 %), увлажнение поемное, избыточное. Общее проективное покрытие травостоя составляет 60 %, высота его основной массы 50 см, разделен на 2 подъяруса. В первом (высота 65 см) доминирует *Carex aquatilis* с примесью *Lysimachia vulgaris*. Второй подъярус (высота 40 см) образуют *Carex rostrata*, *Deschampsia cespitosa*. Сообщество представлено всего 7 видами. Урожайность невысокая (170 г/м^2). В окрестностях пос. Подтыбок травостой после сенокошений используется как пастбище.

Асс. Caricetum vesicariae Br.-Bl. et Denis 1926
(табл. 2, асс. 3).

Характерный вид: *Carex vesicaria*.

В травостое (50—60 см выс.) доминирует *Carex vesicaria* (пр. покр. 60 %). С высоким постоянством и обилием встречаются *Carex acuta*, *Caltha palustris*, с меньшим — *Galium palustre*, *Stellaria palustris*, *Rorippa amphibia*, *Scutellaria galericulata*. Общее проективное покрытие травостоя 70—75 %. Высота его основной массы 50 см. Он разделен на 2 подъяруса. Первый (высота 70 см) образуются *Carex vesicaria*, *Filipendula ulmaria*, *Agrostis tenuis*. Второй (высота 30 см) сформирован *Ranunculus repens*, *Alisma plantago-aquatica*, *Mentha arvensis*. Моховой ярус состоит из гипновых мхов (*Calliergon giganteum*, *Aulacomnium palustre, Mnium stellare*). Общее число видов 30. Видовая насыщенность сообществ 8—18 видов. Урожайность 180—200 г/м^2.

От сообществ асс. Caricetum acutae отличается доминированием в травостое *Carex vescicaria* (пр. покр. 40—60 %), обилие *Carex acuta* меньше (пр. покр. до 20 %).

Ассоциация представлена 5 описаниями, которые сделаны по межгривным понижениям (глубина 1—3 м, ширина 3—5 м) приматериковой и приречной зон поймы р. Кажым и Вычегды (с. Вомын). Местообитания низкого экологического уровня.

Почвы в понижениях приречной зоны поймы аллювиальные луговые кислые (pH 3.2—3.5) слоистые; в понижениях приматериковой зоны аллювиальные болотные иловато-перегнойно-глеевые. Содержание гумуса можно оценить как низкое (в среднем 3 %). Вода стоит на поверхности почвы.

Данная ассоциация описана для поймы р. Таз (Титов, Потокин, 2001), для низинных болот Северо-Запада Европы (Dierssen, 1982). В пойме Вычегды Н. С. Котелина (1959) рассматривает сообщества с *Carex vesicaria* в рамках эколого-фитоценотической классификации в ранге субассоциации. Нами выделен один вариант Comarum palustre (табл. 2. асс. 3).

Асс. Caricetum cespitosae Palczynksi 1975
(табл. 3).

Характерный вид: *Carex cespitosa*.

Травостой сообществ разделен на 2 подъяруса. Первый подъярус (высота 70 см) представлен *Filipendula ulmaria*, *Lysimachia vulgaris*, *Phalaroides arundinacea*. Второй (высота 30 см) образован *Carex cespitosa* и болотным разнотравьем (*Caltha pa-*

ТАБЛИЦА 3

Ассоциация Caricetum cespitosa Palczynski 1975

Вариант	Filipendula ulmaria				Постоянство
Географическое положение	КС	ВМ	ПТ	СТ	
Число описаний	8	7	15	5	
ОПП, %	70	70	65	60	
Число видов	24	27	22	23	
Д. в. вар. Filipendula ulmaria					
Filipendula ulmaria	V_1	V_2	V_1	V_1	IV_{1-2}
Д. в. асс. Caricetum secpitosae					
Carex cespitosa	V_3	V_3	IV_2	III_1	IV_{1-3}
Д. в. союза Magnocaricion elatae и пор. Magnocaricetalia					
Carex acuta	IV_1	III_1	I_1	I_{1-2}	II_{1-2}
Galium palustre	II_1	III_1	I_1	II_2	II_{1-2}
Poa palustris	II_1	III_1	I_1	II_2	II_{1-2}
Phalaroides arundinacea	I_1	III_1	I_1	II_{1-2}	II_{1-2}
Mantha arvensis	—	II_1	II_1	I_{1-3}	II_{1-3}
Scutellaria galericulata	—	I_1	I_1	I_1	I_1
Carex rostrata	—	III_1	—	I_1	I_1
Д. в. класса Phragmiti—Magnocaricetea					
Alisma plantago-aquatica	—	I_1	II_{1-3}	II_1	I_{1-3}
Stachys palustris	—	I_1	I_1	—	I_1
Equisetum fluviatile	II_1	II_1	II_2	I_2	II_{1-2}

Примечание. Прочие виды: *Alchemilla gracilis* (ПТ I_1), *Alnus incana* (КС II_1, ВМ II_1, ПТ I_2), *Betula pubescens* (КС I_1, ВМ I_1, ПТ I_1, СТ I_1), *Carex rotundata* (ВМ II_1, СТ II_2), *Coccyganthe flos-cuculi* (ВМ I_1, ПТ I_1), *Crepis tectorum* (ПТ I_1), *Deschampsia cespitosa* (КС II_1, ВМ II_1, ПТ II_2), *Dianthus deltoides* (ВМ I_1), *Equisetum sylvestris* (ВМ II_1, ПТ I_1), *Fragaria vesca* (ВМ I1, ПТ II1), *Galium aparine* (КС I_1, ВМ I_1), *Galium boreale* (КС III_1, ВМ III_1), *G. mollugo* (КС IV_1, ВМ II_1, СТ II_2), *Lathyrus palustris* (ПТ I_2), *Lysimachia vulgaris* (КС I_1, ВМ IV_1, ПТ III_1, СТ II_{1-2}), *Paris quadrifolia* (ВМ II_1, ПТ I_1, СТ I_1), *Ptarmica vulgaris* (ВМ III_1, СТ I_1), *Ranunculus auricomus* (КС IV_1, ВМ II_1, ПТ I_1, СТ I_1), *R. repens* (КС IV_1, ВМ III_1), *R. scelerarus* (ВМ I_1, СТ II_{1-3}), *Rosa acicularis* (ПТ I_2), *R. majalis* (КС I_1), *Salix caprea* (ПТ II_2), *S. phylicifolia* (КС I_1, ПТ I_1), *Stellaria longifolia* (ВМ I_1), *Thalictrum flavum* (КС II_1, ВМ III_1), *Veronica longifloia* (КМ V_1, ВМ III_1, ПТ II_{1-3}, СТ I_{1-2}), *Viola mirabilis* (ВМ I_1, ПТ I_1, СТ I_1).

lustris, *Carex vulpina*, *Lathyrus palustris*, *Galium palustre*, *Poa palustris*). *Carex cespitosa* образует кочки до 30 см выс., которые занимают 60—75 % поверхности почвы. Отмечено также несколько лесных видов (*Parix quadrifolia*, *Fragaria vesca*, *Viola mirabilis*) в связи с близостью ивняков с примесью ольхи. Моховой покров развит слабо и представлен единичным экземплярами *Mnium stellare* и *Rhitidiadelphus triquetrus*. Общее проективное покрытие травостоя 60—70 %. Видовая насыщенность сообществ 17—32 вида. Всего в сообществах ассоциации выявлено 37 видов сосудистых растений. Урожайность низкая и составляет от 100 до 140 г/м^2. Участки, занятые дернистоосочниками, не используются в виду плохой поедаемости травостоя скотом и трудности его уборки при сенокошении (заболоченность, кочковатость).

Ассоциация описана для Вологодской и Архангельской областей, где является редкой, встречаясь лишь по периферии ключевых болот (Смагин, 2000). В пойме Вычегды она представлена 35 описаниями, сделанными по межгривным понижениям (глубина 1 м, ширина 10 м) в приматериковой зоне поймы (с. Вомын, с. Ке-

рес, пос. Подтыбок, с. Сторожевск). Почвы аллювиальные болотные иловато-перегнойно-глеевые, переувлажненные с застойными водами. Гумусовый горизонт обогащен илом и сильно оглеен, органо-минерального характера, подстилается сплошным глеевым горизонтом. Содержание гумуса достигает 3.4 %. Нами выделен один вариант Filipendula ulmaria (табл. 3).

Асс. Phalaroideto—Caricetum acutae Naumova 1986
(табл. 4).

Характерный вид: *Phalaroides arundinacea*. В ряде сообществ содоминантами могут выступать *Carex acuta*, *Calamagrostis purpurea*. Второй подъярус формирует болотное разнотравье — *Equisetum palustre*, *Galium palusre*, *Poa palustris*, в некоторых сообществах в качестве содоминанта выступает *Comarum palustre*. Всего в сообществах ассоциации встречено 35 видов.

Ассоциация выделена Л. Г. Наумовой (1986) для луговой зоны Куйбышевского водохранилища. В числе дифференциальных видов, кроме *Phalaroides arundinacea* и *Carex acuta*, названы *Scutellaria galericulata* и *Euphorbia palustris*, отсутствующие в описанных нами сообществах. По данным Н. С. Котелиной (1959), канареечниковые луга в пойме Вычегды встречаются часто, но очень незначительными площадями. Располагаются они в межгривных понижениях приречной зоны поймы, а также на пойменных островах, в условиях ежегодного заливания паводковыми водами и отложения аллювиальных наносов. Ею были отмечены как чистые канареечники, так и с содоминированием осоки лисьей и мятлика болотного. Нами сделано 21 описание и выделено 3 варианта. Сообщества ассоциации приурочены к межгривным понижениям (глубина 2 м, ширина 2 м) и нижним частям склонов приречной зоны поймы р. Вычегды (м. Биостанция, с. Керес, пос. Подтыбок). Почвы аллювиальные дерновые кислые, хорошо дренированные, увлажнение проточное.

Вар. Carex acuta (табл. 4, вар. 1).

Представлен 10 описаниями, которые сделаны в межгривных понижениях (глубина 1.5 м, ширина 2 м) приречной зоны поймы р. Вычегды (м. Биостанция, с. Керес, пос. Подтыбок, с. Вомын). Почвы аллювиальные луговые кислые (pH 3—4), с отложением аллювия (до 3—4 см). Степень насыщенности почв основаниями высокая (более 60 %) вследствие внесения доломита. Содержание гумуса изменяется от 3.0 до 4.5 %. Увлажнение проточное, избыточное. Общее проективное покрытие травостоя 70—90 %. Высота его основной массы 75—80 см. Травостой сообществ отличается сомкнутым бидоминантным верхним подъярусом (пр. покр. 70 %), представленным *Phalaroides arundinacea* и *Carex acuta* и разреженным нижним подъярусом из болотного разнотравья (*Ranunculus repens*, *Comarum palustre*, *Cicuta virosa*). Сообщества маловидовые (4—14 видов). Всего в синтаксоне выявлено 24 вида сосудистых растений. Урожайность 310—320 г/м^2. Используются, как правило, в качестве сенокосных угодий. Выпас скота не рекомендуется, так как почвы рыхлые, влажные, слабо дерновые. Выпас разрушает дернину, что приводит к изреживанию травостоя и образованию кочек.

Вар. Comarum palustre (табл. 4, вар. 2).

Представлен 4 описаниями, сделанными по межгривным понижениям (глубина 1—2 м, ширина 2 м) приречной зоны поймы р. Вычегды (м. Биостанция). Почвы аллювиальные луговые кислые слоистые, увлажнение проточное, избыточное. Общее проективное покрытие травостоя 90 %. Он разделен на 2 подъяруса. В первом содоминируют *Phalaroides arundinacea*, *Carex rostrata* и *C. vesicaria*. Во вто-

ТАБЛИЦА 4

Ассоциация Phalaroideto—Caricetum acutae Naumova 1986

Вариант	Carex acuta (1)					Comarum palustre (2)	Calamagrostis purpurea (3)	Постоянство
Географическое положение	Б	КС	ПТ	ВМ	Постоянство	Б	Б	
Число описаний	5	2	2	1		4	7	
ОПП, %	90	80	85	70		90	90	
Число видов	14	9	4	7		14	22	
Д. в. вар. Comarum palustre								
Comarum palustre	—	1	—	1	I_1	V_2	—	II_2
Carex vesicaria (М)	—	—	—	—	—	V_1	—	II_1
Д. в. вар. Calamagrostis purpurea								
Calamagrostis purpurea	—	—	—	—	—	—	V_2	II_2
Д. в. асс. Phalaroideto—Caricetum acutae (Ph—C)								
Carex acuta (Ph—C, M)	IV_{1-3}	2	3	2	V_{1-3}	—	—	II_{1-3}
Phalaroides arundinacea (M)	V_{3-4}	3	2	3	V_{2-4}	V_{3-4}	V_{2-4}	V_{2-4}
Д. в. союза Magnocaricion elatae и пор. Magnocaricetalia (M)								
Galium palustre	I_1	—	—	—	I_1	IV_1	IV_1	IV_1
Poa palustris	I_1	—	—	—	I_1	III_1	III_{1-2}	III_{1-2}
Carex rostrata	—	—	—	—	—	III_{1-2}	—	I_{1-2}
Д. в. класса Phragmiti—Magnocaricetea								
Equisetum fluviatile	V_1	—	—	—	II_1	—	—	II_1
Alisma plantago-aquatica	I_1	—	1	—	I_1	V_1	I_1	III_1
Stachys palustris	I_1	—	—	—	I_1	—	III_1	II_1

Примечание. Прочие виды: Вар. 1: *Alnus incana* (КС 1), *Betula pubescens* (КС I_1, ВМ 1), *Bidens tripartita* (Б I_1),´*Caltha palustris* (Б II_1), *Cicuta virosa* (КС 1), *Equisetum palustre* (Б II_1), *Juncus filiformis* (КС 1, ВМ 1), *Lysimachia vulgaris* (Б II_1), *Ranunculus acris* (КС 1, ВМ 1), *R. repens* (Б I_1, ПТ 1), *Rumex aquaticus* (Б I_1), *Salix caprea* (ВМ 1), *S. phylicifolia* (КС 1), *Scripus sylvaticus* (Б III_{1-2}), *Thalictrum flavum* (Б I_1). Вар. 2: *Bidens tripartita* (Б III_1), *Deschampsia cespitosa* (Б II_2), *Equisetum palustre* (Б V_1), *Lysimachia vulgaris* (Б III_1), *Ranunculus repens* (Б III_1), *Rumex aquaticus* (Б II_1), *Scripus sylvaticus* (Б II_1). Вар. 3: *Anthriscus sylvestris* (Б III_1), *Cardamine pratense* (Б I_1), *Deschampsia cespitosa* (Б I_1), *Epilobium palustre* (Б III_1), *Equisetum palustre* (Б V_1), *Filipendula ulmaria* (Б III_1), *Geranium pratense* (Б I_1), *Lysimachia vulgaris* (Б IV_1), *Myosotis palustris* (Б V_1), *Ranunculus acris* (Б I_1), *R. repens* (Б IV_1), *Rumex aquaticus* (Б I_2), *Scripus sylvaticus* (Б I_1), *Tanacetum vulgare* (Б I_1), *Thalictrum flavum* (Б V_1), *Veronica longifolia* (Б I_1).

ром — *Comarum palustre* с гигрофильными травами (*Galium palustre*, *Poa palustris*, *Rumex aquaticus* и др.). Видовая насыщенность сообществ 6—10 видов. Всего в синтаксоне выявлено 14 видов сосудистых растений.

Вар. Calamagrostis purpurea (табл. 4, вар. 3).

Представлен 7 описаниями, сделанными в нижних частях склонов приречной зоны поймы р. Вычегды (м. Биостанция). Почвы аллювиальные луговые кислые слоистые, увлажнение проточное. Общее проективное покрытие травостоя 90 %. Он расчленен на 2 подъяруса. В первом (высота 120 см) содоминируют *Phalaroides*

arundinacea, Calamagrostis purpurea. Второй (высота 60 см) образуют *Galium palustre*, *Poa palustris*, *Stachys palustris*, *Myosotis palustris* и др. Всего в синтаксоне отмечено 22 вида.

Представленная эколого-флористическая классификация осоковой растительности поймы р. Вычегды и ее притоков является предварительной. Все осоковые сообщества поймы Вычегды вошли в класс Phragmiti—Magnocaricetea, порядок Magnocaricetalia, союз Magnocaricion elatae. Выделено 6 ассоциаций и 15 вариантов.

Осоковые сообщества из *Carex acuta*, *C. vesicaria*, *C. aquatilis*, *C. rostrata*, *C. cespitosa* характеризуются травостоем, имеющим 2—3 подъяруса, невысоким видовым разнообразием (92 вида сосудистых растений) и малой видовой насыщенностью (от 6 до 34 видов на пробной площади). Показатели урожайности сходны с показателями осоковых сообществ других регионов (до 320 г/м^2).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Атлас Коми АССР. М., 1964. 64 с.

Атлас Республики Коми. М., 2001. 552 с.

Василевич В. И., Беляев Е. А. Таволговые луга северо-запада Европейской России // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 12. С. 1801—1813.

Дымина Г. Д. Теоретические предпосылки флористической классификации растительности и возможности использования доминирующих видов // Флористические критерии при классификации растительности: Тез. докл. IV Всес. совещ. Уфа, 1981. С. 12—14.

Еленевский Р. А. Вопросы изучения и освоения речных пойм. М., 1936. 65 с.

Воронова А. Г. Луга Нечерноземья. М., 1984. 159 с.

Котелина Н. С. Пойменные луга р. Вычегды и пути их улучшения // Луга Республики Коми. М.; Л., 1959. С. 6—172.

Мартыненко В. А., Груздев Б. И., Котелина Н. С. Недревесные растительные ресурсы Республики Коми. Сыктывкар, 1994. 29 с. (Препринт КНЦ УрО РАН; Вып. 109).

Матвеева Е. П. Луга Северной Прибалтики. М., 1967. 335 с.

Миркин Б. М., Наумова Л. Г. Наука о растительности. Уфа, 1998. 413 с.

Наумова Л. Г. Флористическая классификация пойменных лугов зоны затопления Куйбышевской ГЭС // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1986. Т. 91. Вып. 3. С. 75—83.

Нешатаев Ю. Н. Методы анализа геоботанических материалов. Л., 1987. 192 с.

Новаковский А. Б. Возможности и принципы работы программного модуля «GRAPHS». Сыктывкар, 2004. 28 с. (Препринт КНЦ УрО РАН; Вып. 27).

Практикум по почвоведению / Под ред. И. С. Кауричева. М., 1973. 279 с.

Самбук Ф. В. Ботанико-географический очерк долины р. Печоры // Тр. Бот. музея АН СССР. 1930. Вып. 22. С. 49—145.

Самойлов Ю. И. Луга поймы р. Мсты в связи с вопросами геоботанического районирования пойм // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. биол. 1971. № 15. С. 34—43.

Смагин В. А. Растительность низинных осоковых болот Севера Европейской России (в пределах таежной зоны) // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 4. С. 104—115.

Таран Г. С. Синтаксономия лугово-болотной растительности поймы средней Оби (в пределах Александровского района Тамбовской области). Новосибирск, 1995. 76 с.

Тетерюк Б. Ю., Соломещ А. И. Синтаксономия водной и прибрежно-водной растительности озера Синдор (Республика Коми) // Растительность России. СПб., 2003. № 4. С. 78—89.

Титов Ю. В., Потокин А. Ф. Растительность поймы реки Таз. Сургут, 2001. 140 с.

Чемерис Е. В. Растительный покров истоковых ветландов Верхнего Поволжья. Рыбинск, 2004. 158 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 990 с.

Шенников А. П. Луговедение. Л., 1941. 511 с.

Шубина Т. П., Железнова Г. В. Листостебельные мхи равнинной части средней тайги европейского Северо-Востока. Екатеринбург, 2002. 158 с.

Blazkova L. Zu den phytozoenologischen Problemen der Assoziation Caricetum gracilis Almquist 1929 // Folia Geobot. Phytotax. 1971. Vol. 6. N 1. S. 43—80.

Dierssen K. Die wichtigsten Pflanxen gesellschaften der Moore NW-Europas. Geneve, 1982. 382 S.

Westhoff V., Maarel E. van der. The Braun-Blanquet approach // Handbook of vegetation science. The Hague. 1973. Vol. 5. P. 617—726.

SUMMARY

The diversity of sedge communities of the Vychegda flood-plain is presented. On the base of ecological-floristical classification, a number of syntaxa are distinguished, identified as associations (6) and variants (15) within the class Phragmiti—Magnocaricetea, union Magnocaricion elatae. Sedge communities of *Carex acuta*, *C. vesicaria*, *C. aquatilis*, *C. rostrata*, *C. cespitosa* are characterized by 2—3-layered structure, rather low species diversity (92 vascular plant species) and low richness of species (6 to 34 species per test site). Indies of harvest are similar to those of sedge communities of other regions.

УДК 581.526.53 (470. 44) Бот. журн., 2008 г., т. 93, № 4

Г. С. Малышева, П. Д. Малаховский

ЛЕСОСТЕПЬ ПРИВОЛЖСКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ

G. S. MALYSHEVA, P. D. MALAKHOVSKY.
THE FOREST-STEPPE OF PRIVOLZHSKAYA HILLS

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812) 234-45-12
E-mail: steppe @ mail. ru, vivalia61@ mail.ru
Поступила 23.04.2007
Окончательный вариант получен 30.11.2007

В результате маршрутных исследований растительности Приволжской возвышенности в пределах Саратовской обл. подтвержден ее комплексный характер, представленный сочетанием лесных и степных ассоциаций. Особое внимание уделено структуре степного компонента. Дана характеристика всех типов степей (от луговых до опустыненных), отражающих климатические и почвенные условия и тип экотопа.

Ключевые слова: лесостепной комплекс, Приволжская возвышенность, степной компонент, типы степей, флористический состав.

Ботанико-географический статус лесостепи до сих пор является одним из самых спорных вопросов геоботаники. Причина такого положения кроется в контрастности слагающих ее типов растительности — лесного и степного. В этой связи очень актуальна любая попытка изучения двойственной природы этого сложного образования, пока еще не весь его богатейший фитоценофонд разрушен в результате полувековой эксплуатации. Степень антропогенного воздействия не везде была одинаковой. Например, относительно хорошая сохранность лесной и степной растительности наблюдается на Приволжской возвышенности (ПВ). Следует заметить, что рельеф здесь сыграл основную защитную роль. По данным геоботанических обследований хозяйств Саратовской обл. специалистами института Южгипрозем, степи более или менее слабой нарушенности составляют до 12—17 % от всей площади возвышенности. Леса же являются наиболее сохранившимися участками естественной растительности и местами (Вольский и Хвалынский районы Саратовской обл.) занимают до 20—24 % площади районов (данные районных лесхозов Саратовской обл.)

В отношении ботанико-географических особенностей и зональной структуры растительности Приволжской возвышенности существовали и продолжают существовать различные, иногда противоположные мнения. Это связано прежде всего со сложными взаимоотношениями леса и степи на ПВ. Значительные острова леса, иногда протяженностью свыше 30 км прослеживаются до самого юга ПВ, а степи поднимаются на север значительно дальше общепринятой границы степной зоны

(Лавренко и др. 1991), образуя лесостепные ландшафты. В понимании лесостепи как типа растительности никогда не было единой точки зрения (Демьянов, 1996).

Е. М. Лавренко (1940) в одной из первых работ по степям пишет, что лесостепь часто рассматривают как часть степной зоны. И южная лесостепь действительно ближе к степной зоне. Однако лесостепь и степная зона имеют весьма существенное отличие и состоит оно в мезофитности («луговидности») зональных травянистых группировок лесостепи. В дальнейшем Е. М. Лавренко предлагает выделить лесостепь в особую зону, так как в ее пределах на водоразделах травянистые группировки чередуются с бо́льшими или меньшими массивами леса. Таким образом, в этой зоне и травянистые, и лесные группировки являются одинаково зональными. Однако в последних работах Е. М. Лавренко (1980) высказывает мысль о том, что лесостепные провинции связаны с соседствующими степными, а луговые степи являются северным вариантом степей, т. е. рассматривает лесостепь в ранге подзоны степной зоны. На имеющихся геоботанических картах лесостепь отображается по-разному. На одной из последних карт (Карта..,1989) лесостепь показана подзоной степей, но с выделением северных луговых степей в сочетании с ясенево-дубовыми лесами. На карте зон и типов поясности растительности России (1999) лесостепь выделена в ранге подзоны луговых степей в сочетании с дубовыми, березовыми и осиновыми лесами в зоне широколиственных лесов. Исследователь степей Поволжья А. О. Тарасов (1977) определяет лесостепь как самостоятельную зону и южную ее границу проводит по линии Петровск—Вольск—Хвалынск на самом севере Саратовской обл. В одной из последних картографических работ (А. В. Белов и др., 1986) лесостепь авторы показывают как комплекс 3 зональных сообществ, не уточняя ее границы. Подчеркивая значение лесостепи как «самостоятельного» подразделения растительного покрова Евразии, И. А. Банникова (1998) высказывает мнение о том, что к лесостепи следует относить не только основной ее массив, но и изолированные от него лесостепные «острова», исходя из особенностей общего списка лесостепной флоры. Здесь уместно заметить, что при отнесении лесостепи к типу миграционных флор Г. М. Зозулин (1958) отмечает, что ее сообщества представлены сложным комплексом видов, формировавшимся в разные фазы фитоценогенеза. Становится очевидным, что решение вопроса о статусе лесостепи следует рассматривать в историческом аспекте.

Известно, что ПВ, в основе которой лежит древний докембрийский фундамент, сформировалась в середине миоцена в виде пластовых поднятий. При редукции Понто-Арало-Каспийских бассейнов и исчезновении Тургайского пролива, по мнению Р. В. Камелина (1995), полусаванные комплексы более северных районов Голарктики и представители южных азиатских прерий Казахстана получили возможность освоения новых территорий. Примерно в это время сложились предпосылки для меридиональной зональности (Комаров, 1921, Викулин, 1991). По мере похолодания и аридизации, при распаде полусаванн, начался процесс становления степей, но уже не в комплексе с полусаваннами, а в комплексе с широколиственными лесами. Вероятно, уже в это время на ПВ появился тип растительности, представленный сочетанием лесных и степных ассоциаций (Спрыгин, 1930). По мнению Д. И. Сакало (1961), лесостепной ландшафт как древнее образование имеет автохтонное происхождение и как ландшафтная единица существует во всяком случае с того времени, когда на этой территории образовались степная и лесостепная ландшафтные зоны. Здесь уместно напомнить, что ПВ в эпоху оледенений ледником не покрывалась.

В течение плейстоцена и голоцена соотношение лесов и степей на ПВ неоднократно менялось в связи с изменениями климата. А. А. Чигуряева с соавт. (1988),

проанализировав огромный фактический материал по динамике растительности Юго-Востока европейской части СССР в четвертичное время (на основе анализа палинологических и геологических данных с использованием параметрических показателей климата), попытались воссоздать картину изменения растительности и климата в эоплейстоцен-плейстоцен-голоценовое время. Из таблицы, представленной в цитируемой работе, следует, что начало четвертичной эпохи отмечено несколькими волнами холода, свойственными ледниковому типу климата (очень холодный, холодный, умеренно холодный), когда температуры наиболее теплого месяца колебались в пределах от 0—5 до 10—12°. Для этого периода были характерны лесотундры (травяно-кустарниковая растительность), тундры и перигляциальные степи (марево-полынные). В период межледниковий (245—190 тыс. лет назад), когда происходило изменение климата от холодного к умеренно теплому и слабо засушливому с температурами в 15—25°, флора и растительность были представлены лесостепным (полынно-марево-сосново-березовым) комплексом. Аналогичную картину дает В. П. Гричук (1982), показывая господство полидоминантных, а позже — олигодоминантных широколиственных лесов в сочетании со степным типом растительности в раннем и среднем плейстоцене на востоке Причерноморско-Заволжского района.

В атлантический период голоцена (5 тыс. лет назад), когда господствовал умеренно-влажный (18—20°) и теплый (22—25°) тип климата, на ПВ были распространены березово-сосново-дубовые леса в сочетании со степями в основном разнотравно-злаковыми мезофитными (луговые степи). В субатлантическом периоде (от 0.8 тыс. лет и до наших дней) с установлением умеренно-теплого (18—22°) и полузасушливого (ГК 1.4—2.0) климата на Юго-Востоке Европейской России сформировалась лесостепь, близкая к современной с сосново-березовыми лесами и нагорными дубравами в комплексе со степями. Представленная картина изменения растительности на Юго-Востоке Европейской России (Чигуряева и др.,1988), естественно, является неполной. Однако она достаточно ярко демонстрирует тенденцию неоднократных смен в разных масштабах лесных или лесостепных фаз безлесными, когда менялся не только видовой состав лесных и нелесных группировок, но и соотношение, и распределение площадей между ними и по элементам рельефа.

В современном распределении растительности на ПВ, представленном сочетанием лесных и степных фитоценозов, мы видим отражение истории ее формирования. Б. А. Келлер (1938) в свое время дал точное определение такому типу растительности, назвав его «степным комплексом», а Н. С. Камышев (1965) расширил понятие комплекса, вводя в него новые элементы и рассматривая его как лесостепной комплекс. Авторы в дальнейшем при рассмотрении растительности ПВ принимают эту точку зрения, так как она действительно отражает картину неоднородности растительности на ПВ. Изучению растительности ПВ посвящено достаточное количество работ (Келлер; 1903; Спрыгин, 1930; Фурсаев, 1952; Тарасов, 1952, 1977, 1991; Благовещенский, 1971, 1994; Исаченко, 1980; Лавренко и др., 1991; Решетникова, 1995; Болдырев, 2002; Шилова, 2002). Однако отсутствуют работы по особенностям структуры растительности на ПВ.

В 2000—2006 гг. авторам удалось предпринять ряд маршрутных геоботанических исследований степной растительности на ПВ и познакомиться с материалами лесхозов некоторых районов Саратовской обл. Основными критериями при выборе маршрутов были разнообразие экотопов ПВ и разнообразие всех типов степей слабой степени нарушенности. Всего маршрутами была охвачена территория более 1000 км, сделано и обработано более 120 описаний с общим флористическим списком (350 видов), постоянно пополняющимся.

Природные условия района иследований

Приволжская возвышенность представляет собой чрезвычайно сложный ландшафтный комплекс. Его особенность проявляется в ряде небольших меридионально направленных возвышенностей (гряд) и систем платообразных поднятий разного уровня с высотами 200—300 м над ур. м. Иногда над ними возвышаются останцы в виде отдельных холмов, называемых в народе «горами». Самая высокая из них в окрестностях Хвалынска достигает 379 м над ур. м. Имеются также обширные прогибы, имеющие полого-волнисто-увалистый характер, со средними высотами 100—200 м над ур. м. Подобные особенности рельефа нарушают ход общих климатических закономерностей и целостность широтного распространения почв и являются основным фактором, определяющим структуру растительности.

Особенностью климата (Климатическая..,1996) является своеобразная направленность границ теплообеспеченности (сумма температур воздуха выше 10°) и влагообеспеченности (осадки 300—350 мм, величины испарения 400—450, а испаряемость 780—800 мм). Они имеют субмеридиональное простирание с юго-запада на северо-восток, как бы отделяя облесенные районы водоразделов с относительно умеренно-теплым и умеренно-влажным климатом от расположенных восточнее полого-увалистых равнинных территорий с умеренно-засушливым или полузасушливым типом климата. Зональными вариантами почв для северных районов ПВ являются обыкновенные черноземы, а для южных — южные черноземы. Однако почвенный покров не так однороден, и в зависимости от состава коренных пород (опоки, доломиты, меловые породы, песчаники, глинистые образования) здесь формируются различные типы черноземов (Почвенная.., 1996). На меловых и мергельных породах представлены черноземы карбонатные, а на песчано-глинистых отложениях, перекрываемых делювиальными суглинками, — черноземы обыкновенные. Внутри указанных типов преобладают неполноразвитые черноземы (черноземовидные почвы) с небольшой мощностью почвенного слоя и низким содержанием гумуса. Подобная неоднородность ландшафтной структуры обусловливает наличие различных экотопов: водоразделов, склонов разной экспозиции и протяженности, полого-волнисто-выровненных межводораздельных поверхностей и балок. Они и определяют разнообразие растительности. По схеме ботанико-географического районирования (Лавренко и др.,1991), ПВ отнесена к 2 провинциям: крайний север Саратовской обл. к Восточноевропейской лесостепной, а большая часть территории — к Причерноморской степной.

Результаты и обсуждение

Растительность ПВ не имеет четко выраженной широтной зональности, а носит комплексный характер, представленный сочетанием лесных и степных фитоценозов, как правило приуроченных к различным экотопам. Леса распространены по водоразделам. Они формируются преимущественно на щебенчатых деградированных черноземах (на коренных песчаниках и опоках) и в меньшей степени — на серых лесных оподзоленных почвах. По двум гребням ПВ, простирающимся меридионально с юго-запада на северо-восток, леса заходят до самого юга возвышенности. Площади под лесами здесь составляют не менее 20—25 % от площади районов (Хвалынский, Вольский, Балтайский, Базарно-Карабулакский, Аткарский и др.). Массивы леса порой имеют протяженность свыше 40 км. При движении к югу лесные массивы сокращаются, и лес с водоразделов опускается в балки. Преобладаю-

щей формацией являются дубравы из *Quercus robur* (все латинские названия даны по С. К. Черепанову, 1995). Они представлены широким спектром ассоциаций: дубрава вейниковая, ландышевая, снытевая и др. (Фурсаев, 1952). Меньшие площади заняты сложными дубравами с липой *(Tilia cordata)* — липово-дубовые — и кленом *(Acer platanoides)* — кленово-липово-дубовые. В них встречаются единичные сохранившиеся экземпляры сосен. По водораздельным западинам и теневым склонам на суглинках и супесях встречаются липняки, березняки и осинники (Исаченко, 1980). Они также представлены большим разнообразием ассоциаций. О первичных березняках и липняках в свое время писал И. И. Спрыгин (1930). По мнению В. В. Благовещенского (1971), это временные производные типы леса. К сожалению, до настоящего времени вопрос о первичности или вторичности этих лесов для ПВ остается открытым. Однако следует заметить, что березовые леса, по нашим наблюдениям, в настоящее время имеют хорошую жизненность и увеличивают свои площади в отличие от дубрав. Самые высокие водоразделы заняты небольшими разрозненными массивами сосново-широколиственных лесов. Это сложные сосняки из сосны обыкновенной *(Pinus sylvestris)* с кленом, дубом и липой во 2-м ярусе. Кроме них встречаются остепненные сосняки с чистыми низкопродуктивными древостоями. Они приурочены в основном к всхолмленным поверхностям и склонам восточных и юго-восточных экспозиций. Большой интерес представляют сосняки на выходах мела, так называемые меловые реликтовые боры. Один из таких боров встречен нами в Хвалынском р-не на горе Богданиха.

Безлесных степных пространств гораздо больше, чем облесенных. В северных районах они составляют около 60 % от общей площади, а в южных районах занимают не менее 80 %. Однако участки слабонарушенной степной растительности составляют в среднем около 14—17 % всей территори ПВ. Они приурочены ко всем типам экотопов от водоразделов до балок и соседствуют непосредственно с лесом, не образуя перехода. Справедиво в свое время отмечал Г. М. Зозулин (1958), что оба типа — «лес» плюс «степь» — четко маркируются.

Анализ геоботанических описаний позволил выделить на ПВ весь зональный спектр степей (по классификации Е. М. Лавренко и др. (1991)): луговые (богаторазнотравно-злаковые); настоящие или типичные (разнотравно-дерновиннозлаковые и дерновиннозлаковые) степи, а также экстразональные эдафические варианты опустыненных (полукустарничково-дерновиннозлаковых) степей. В качестве критериев для выделения типов степей мы использовали состав, структуру и определяющие их климатические и почвенные условия.

Луговые степи территориально приурочены к области распространения обыкновенных черноземов с умеренно-влажным и умеренно-теплым типом климата. Они небольшими участками прослеживаются по окраинам лесных массивов далеко на юг. Там, где площади лесов сокращаются (Лысогорский р-н), луговые степи небольшими участками встречаются по водоразделам. Минимальные их площади мы наблюдали на аллювиально-дерновинно-карбонатных почвах в междуречье рек Медведицы и Карамыш и по крыльям Паницкого оврага (Красноармейский р-н). Общая площадь луговых степей на ПВ невелика и составляет не более 3—5 % от площади всех степей.

Видовой состав луговых степей составляет от 42 до 68 видов (на 100 м^2) практически при полном покрытии почвы растениями (ОПП 80—100 %). В составе некоторых сообществ значительную роль играют кустарники *(Spirea hypericifolia, Chamaecytisus ruthenicus, C. austriacus, Genista tinctoria, Rosa* sp.), но яруса они, как правило, не образуют.

Ведущая фитоценотическая роль принадлежит злакам и разнотравью. Основные ценозообразователи — ковыли (*Stipa pennata, S. capillata*) и корневищные злаки (*Bromopsis riparia, Poa angustifolia*). Изредка в сообществах отмечены степные мелкодерновинные злаки *Festuca valesiaca, F. pseudodalmatica, Koeleria cristata.* Обильно представлены виды лугово-степного разнотравья (*Galium verum, Fragaria viridis, Amoria montana, Galatella linosyris, Salvia pratense, Asparagus officinalis, Filipendula vulgaris, Ranunculus polyanthemos, Coronilla varia, Lathyrus tuberosa, Inula germanica, Knautia arvensis, Anemone sylvestris, Linum perenne, Melampyrum arvense, Allium waldsteinii, Astragalus austriacus, A. dasyanthus, A. onobrychis* и др.). Степень постоянства (встречаемость) большинства из них составляет от 50 до 75 % (*Salvia pratense, Poa angustifolia, Coronilla varia, Lathyrus tuberosa, Galium verum, Amoria montana, Fragaria viridis* и др.), при обилии (по шкале Друдэ) sp.-sp. gr. Они же являются константными видами для зональных вариантов луговых степей. Абсолютная встречаемость (100 %) отмечена у *Stipa pennata, S capillata, Bromopsis riparia, Astragalus cicer, Melampyrum arvense* и др. Данные описаний свидетельствуют о том, что в луговых степях севера ПВ (Хвалынский и Вольский районы) абсолютными доминантами являются *Stipa pennata* и *S. capillata* при высоких показателях обилия (cop.1-cop.3). Оба ковыля в годичном цикле развития сообществ занимают различные экологические ниши, как бы замещая друг друга. Для *Stipa pennata* максимум развития приходится на май-июнь, а для *Stipa capillata* — на июль-август. Травостой характеризуется равномерной структурой при небольшой численности видов разнотравья. Подобная картина сохраняется и при появлении содоминанта *Bromopsis riparia.* Ближе к центральной части ПВ роль *Stipa pennata* как доминанта ослабевает. Изредка начинает встречаться *Stipa tirsa*, но его фитоценотическая роль незначительна. В этой части ПВ (Аткарский р-н) мы встречали луговую степь с очень неоднородной мозаичной структурой на контакте с вейниково-разнотравной дубравой. Ее доминанты *Stipa capillata* и *Bromopsis riparia* на фоне богатого разнотравья формировали чередующиеся костровые и тырсовые микрогруппировки.

В южных районах ПВ (Лысогорский и Красноармейский районы) при снижении роли *Stipa pennata* возрастает участие мелкодерновинных степных злаков *Festuca valesiaca* и *Koeleria cristata* при значительной встречаемости корневищных злаков *Bromopsis riparia, B. inermis, Elytrigia repens, Poa angustifola*. Лугово-степное разнотравье остается таким же богатым. В некоторых сообществах единично отмечен *Stipa lessingiana.* Зональными вариантами луговой степи на ПВ являются разнотравно-перистоковыльные, богаторазнотравно-ковыльные, богаторазнотравно-кострово-ковыльные, спирейно-разнотравно-ковыльные, богаторазнотравно-тырсовые. На песчаных черноземных почвах по окраинам сосновых насаждений и березовых лесов встречаются обедненные псаммофитные перистоковыльные варианты луговых степей с участием *Stipa pennata*, *Dianthus arenarius, Carex supina, Artemisia marschalliana, Calamagrostis epigeios, Sedum stepposum* и др.

На выходах карбонатных пород преобладают петрофитные варианты луговых степей несколько обедненного видового состава. В травостое усиливается роль мелкодерновинных злаков *Festuca valesiaca* и *Koelera cristata*, а из трав появляются *Phlemis tuberosa, Onosma simplicissima, Astragalus albicaulis, Gypsophila altissima*, *Euphorbia seguiriana, Thymus marcshallianus* и др.

Вблизи населенных пунктов встречаются пастбищные модификации луговых степей, где преобладают *Festuca valesiaca, Koeleria cristata, Artemisia austriaca, A. marschalliana, Thymus marschallianus, Filipendula vulgaris*, *Trifolium pratense* и др. Из ковылей изредка встречается только *Stipa capillata.*

Настоящие или типичные степи (разнотравно-дерновиннозлаковые и дерновиннозлаковые) значительно превосходят луговые по занимаемой площади. Не имея сплошного широтного распространения и не образуя зоны, они, как правило, представлены сочетанием фитоценозов по более выровненным и выположенным формам рельефа (восточнее водоразделов первой и второй гряд) и тянутся меридионально с юга, юго-запада на север и северо-восток, выходя за пределы Саратовской обл. В отличие от луговых настоящие степи являются более нарушенными, особенно в центральной части ПВ. Лишь 10—12 % от общей площади степных пространств занимают условно ненарушенные варианты. Степи в своем распространении связаны с обыкновенными и южными черноземами и характеризуются теплым и засушливым периодом вегетации (Климатическая.., 1996). В связи с большой протяженностью степей с севера на юг и сменой климатических и почвенных условий меняются их облик, состав и структура. Основу травостоя в настоящих степях на обыкновенных черноземах (северный вариант) составляют дерновинные злаки, преимущественно ковыли *Stipa capillata*, реже *S. pennata, S. tirsa* и *S. lessingiana*. Из мелкодерновинных злаков усиливается роль *Festuca valesiaca* и *Koeleria cristata*, а корневищные злаки *Bromopsis riparia* и *Poa angustifolia* становятся фитоценотически малозначимыми и встречаются в основном на выположенных склонах северной и северо-восточной экспозиции. Разнотравье значительно беднее по сравнению с луговыми степями. Сокращается присутствие и снижается фитоценотическая роль мезофильных видов (*Filipendula vulgaris, Coronilla varia, Lathyrus tuberosa, Fragaria viridis* и др.). Они по-прежнему присутствуют в сообществах, но не имеют высокой встречаемости и не являются здесь константными видами. В настоящих степях возрастает роль мезоксерофильного и ксерофильного разнотравья *Oxytropis pillosa, Salvia stepposa, Galatella villosa, G. angustissima, Potentilla recta, Jurinea multiflora, J. arachnoidea, Astragalus testiculatus, A. varius, Euphorbia stepposa, Dianthus andrzejowskianus, Falcaria vulgaris, Achillea nobilis, A. setaceae, Potentilla bifurca*, а из луков — *Alium strictum, A. lineare, A. flavescens* и др. Разнотравье в некоторых сообществах по-прежнему богато по количеству видов (23—42), но фитоценотически они мало значимы, обычно с обилием sol. Основными ценозообразователями являются *Stipa capillata* и *Festuca valesiaca*. Преобладающими вариантами сообществ в северной части ПВ являются разнотравно-тырсовые с абсолютным доминированием и встречаемостью *Stipa capillata* (cop.3, 100 %). При возрастании численности популяций того или иного вида степного разнотравья встречаются сообщества разнотравно-грудницево-тырсовые, разнотравно-молочайно-тырсовые, разнотравно-шалфейно-тырсовые, разнотравно-бобово-тырсовые и др. По площади преобладают петрофитные варианты разнотравно-дерновиннозлаковых степей. Они, как правило, встречаются по склонам восточных экспозиций и по вершинам увалов на сильнощебнистых черноземовидных почвах с небольшим гумусовым горизонтом. Из злаков обычно присутствуют *Stipa capillata, Festuca valesiaca, Koeleria cristata, Bromopsis riparia, B. inermis, Poa stepposa*, а в составе разнотравья значительную роль играют кальцефилы (*Achillea setacea, A. nobilis, Hedysarum grandiflorum*, *Globularia punctata, Matthiola fragrans, Gypsophilla altissima, Scabiosa isetensis, Thymus cimicinus, Polygala cretacea* и др.). Псаммофитные варианты настоящих степей представлены в основном разнотраво-типчаковыми и встречаются преимущественно по небольшим песчаным котловинам склонов южной экспозиции. Господствуют в травостое здесь *Festuca beckerii, Koeleria glauca, Dianthus volgicus*. Меньшая встречаемость у *Helichrysum arenarium, Kochia laniflora, Scabiosa ochroleuca, Hieracium echioides, Jurinea cyanoides, Syrenia montana, Plantago arenaria* и др.

Бедноразнотравно-дерновиннозлаковые степи территориально приурочены к южным черноземам и встречаются южнее г. Саратова до границы с Волгоградской обл. Они флористически заметно беднее разнотравно-дерновиннозлаковых степей. Видовой состав их растительных сообществ колеблется в пределах 23—27 видов и отличается более ксерофитными видами. Абсолютным доминантом этих степей является *Stipa capillata* при постоянном содоминировании *Festuca valesiaca*. По восточным склонам к р. Волге значительную роль начинает играть *Stipa lessingiana*. Мы встречали разнотравно-ковылковые сообщества в Красноармейском р-не с высоким обилием и покрытием этого ковыля (cop.3, 40 %) при общем проективном покрытии 60 %. Участие *Stipa capillata* было единичным. Такие сообщества, как правило, связаны с каштановыми почвами на самом юге Саратовской обл. Травостой в этих степях более изреженный и представлен преимущественно ксерофитами *Galatella villosa, Falcaria vulgaris, Limonium gmelinii, Ephedra distachya, Gypsophilla altissima, Astragalus pallescens* и др. Иногда обильно представлены *Medicago romanica, Tanacetum achilleifolium* и T. *millefolium*. Характерной особенностью бедноразнотравно-дерновиннозлаковых степей является появление в травостое эфемеров и эфемероидов (виды родов *Tulipa, Gagea,* а также *Poa bulbosa)*. Господствующими ассоциациями являются типчаково-тырсовые и типчаково-ковылковые. Из петрофитных вариантов преобладают степи с доминированием *Stipa capillata* и участием *S. lessingiana, Festuca valesiaca* и *Poa bulbosa* и петрофитного кустарничка *Ephedra distachya*, а также *Kochia prostrata, Taraxacum serotinum, Artemisia austriaca* и др.

На самом юге под уступом ПВ, где преобладают почвенные комплексы, очень небольшими пятнами встречаются **экстразональные эдафические варианты опустыненных степей** (полукустарничково-дерновиннозлаковых). Эта территория характеризуется засушливым климатом с господством летних суховеев с юго-востока. Все это определяет характер и своеобразие сообществ опустыненных степей. На каштановых слабосолонцеватых почвах (Почвенная карта.., 1996) небольшими выделами чередуются сообщества с участием пустынно-степного полукустарничка *Artemisia lerchiana* и мелкодерновинного злака *Festuca valesiaca*, а по понижениям — *Elytrigia repens*. Разнотравье немногочисленно (до 15—17 видов) и играет второстепенную роль (*Kochia prostrata, Dianthus polymorphus, Galatella villosa, Galium humifusum, Euphorbia seguieriana*, *Poa bulbosa, Tanacetum millefolium* и др.). В этих сообществах в ветошном состоянии мы наблюдали массу эфемеров. Преобладающими фитоценозами для экстразональных эдафических вариантов опустыненных степей являются типчаково-белополынные, белополынно-типчаковые и в меньшей степени пырейные по ложбинкам. В пределах этих типов встречаются псаммофитные варианты. В них доминируют *Artemisia lerchiana* и *Festuca beckerii* при участии разнотравья (*Kochia laniflora, Plantago arenaria, Potentilla humifusa, Galium humifusum, Artemisia marschalliana, Dianthus polymorphus* и осоки *Carex supina*).

В заключение следует отметить, что наша база данных по составу флоры степной растительности ПВ (на основе более 100 описаний) достаточно велика (более 300 видов). Естественно, она не отражает всего видового разнообразия, так как составлена без учета весенней флоры и без проведения сплошной геоботанической съемки. Однако можно считать, что это основное флористическое ядро степей ПВ. В число основных ведущих семейств вошли *Asteraceae* (55 видов), *Poaceae* (25), *Fabaceae* (22), *Caryophillaceae* (16), *Apiaceae* (11), *Liliaceae* (11), *Rosaceae* (10). Средний уровень флористического богатства на семейство составляет 7—9 видов. В исследованной флоре насчитывается 30 семейств. Такие семейства, как *Rese-*

daceae, Crassulaceae, Hypericaceae, Globulariaceae, представлены одним видом. Численность некоторых редких видов (*Hyssopus cretaceae, Globularia punctata*) в популяциях петрофитных вариантов степей достаточно велика. Это относится и к довольно многим видам Красной книги Саратовской области (1996), например *Hedysarum grandiflorum*, *Matthiola fragrans* и др.

По своей эколого-фитоценотической приуроченности преобладающими являются степные виды (более 50 %) и значительно меньше лугово-степных, луговых и лесо-луговых. Абсолютным доминантом всех типов степей на ПВ является *Stipa capillata*, а на севере также и *S. pennata*. Роль двух других ковылей (*Stipa lessingiana*, *S. tirsa*), встречающихся на ПВ, незначительна. *Bromopsis riparia* чаще всего выступает как содоминант.

Лесостепь ПВ, и в частности ее степной компонент, характеризуется значительным флористическим сходством с сопредельными районами Причерноморской степной провинции и Восточноевропейской лесостепной, но имеет и свои особенности, состоящие прежде всего в том, что она представляет собой скорее эдафический, чем географический вариант.

Проведенные исследования позволили выявить особенности структуры растительного покрова на ПВ. Ее широтная зональность нарушена особенностями рельефа. Растительность представлена сочетанием разрозненных зональных и петрофитных лесных и степных сообществ, составляющих в целом лесостепной комплекс. Господствующим компонентом комплекса на ПВ в пределах Саратовской обл. является степной и в наибольшей степени его петрофитные варианты. Состав и структура различных типов степей отражает определенные климатические и почвенные условия и особенности экотопа. Луговые степи имеют хорошую сохранность и, по нашим описаниям, прослеживаются небольшими участками почти до самого юга ПВ. В связи с этим, вероятно, целесообразно границу Восточноевропейской лесостепной провинции по водоразделу ПВ опустить до границы обыкновенных и южных черноземов.

В перспективе следует расширить исследования лесостепного комплекса ПВ с целью выявления особенностей контакта леса и степи и протекающих при этом сукцессионных процессов. Особое внимание следует обратить на разнообразие луговых степей, имеющих богатый видовой потенциал, способствующий сохранению генофонда степной растительности ПВ в целом.

Благодарности

Авторы выражают признательность профессорам Саратовского государственного университета М. А. Березуцкому и А. С. Кашину, а также ст. науч. сотр. Вольского краеведческого музея В. В. Брехову и директору национального парка «Хвалынский» В. А. Савинову за содействие в организации маршрутных исследований. В первичном определении гербария принимали участие доценты СГУ А. В. Панин, Т. Б. Решетникова и Л. А. Серова. Маршрутные исследования были проведены при финансовой поддержке ООБ РАН на организацию научных экспедиций и за счет средств СПб. НЦ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Банникова И. А. Лесостепь Евразии (оценка флористического разнообразия) М., 1998. 145 с.

Белов А. В.., Грибова С. А., Ильина И. С. и др. Новая обзорная карта растительности СССР // Геоботаническое картографирование. Л., 1986. С. 3—13.

Благовещенский В. В. Лесная растительность Центральной части Приволжской возвышенности: Автореф. докт. дис. Пермь, 1971. 35 с.

Благовещенский В. В. Флористико-экологические проблемы Центральной части Приволжской возвышенности // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 2. С. 5—13.

Болдырев В. А. Классификация типов лесорастительных условий Саратовского Правобережья // Бюл. Бот. сада Сарат. гос. ун-та. Саратов, 2002. Вып. 1. С. 20—22.

Викулин С. В. О западных и восточных связях палеогеновых флор русской равнины // Формирование эоценово-миоценовой флоры Казахстана и Русской равнины, Криштофовические чтения. Л., 1991. Вып. 2. С. 89—95.

Гричук В. П. Растительность Европы в позднем плейстоцене // Палеогеография Европы за последние сто тысяч лет. М., 1982. С. 92—109.

Демьянов В. О. О понятии «лесостепь» // Изв. РАН. Сер. биологическая. 1996. № 2. С. 153—159.

Зозулин Г. М. О некоторых вопросах фитоценологии в связи с проблемой происхождения растительности северных степей // Бот. журн. 1958. Т. 43. № 6. С.814—826.

Исаченко Т. И. Восточноевропейские широколиственные леса // Растительность европейской части СССР. Л., 1980. С. 166—174.

Камелин Р. В. Восточно-древнесредиземноморские мезоксерофильные и ксерофильные листопадные леса, редколесья и кустарники (шибляк) // Листопадные ксерофильные леса, редколесья и кустарники. СПб., 1995. С. 26—45.

Камышев Н. С. К географии, фитоценологии и эволюции лесостепного комплекса европейской части СССР // Тр. Центральночерноз. госуд. запов. им. проф. В. В. Алехина. 1965в. VIII. С. 107—114.

Карта восстановленной растительности Центральной и Восточной Европы. М. 1 : 25 000 000 / Отв. ред. С. А. Грибова, Р. Нейхейсл. 1989.

Карта зон и типов поясности растительности России. М. 1 : 8 000 000 / Отв. ред. Г. Н. Огуреева. 1999.

Келлер Б. А. Из области черноземно-ковыльных степей. Ботанико-географические исследования в Сердобольском уезде Саратовской губернии // Тр. О-ва естествоиспытателей при Казанском ун-те. 1903. Т. 37. Вып. 1. 130 с.

Келлер Б. А. Главные типы и основные закономерности в растительности СССР // Растительность СССР. Л., 1938. Т. 1. С. 133—187.

Климатическая карта Саратовской области (приложение 3а) // Эколого-ресурсный атлас Саратовской области. Саратов, 1996. 11 к.

Комаров В. Л. Меридиональная зональность организмов // Дневник I Всероссийского съезда русских ботаников. Петроград, 1921. С. 27—28.

Красная книга Саратовской области. Саратов, 1996. 264 с.

Лавренко Е. М. Степи СССР // Растительность СССР. М.; Л. 1940. Т. 2. С. 1—265

Лавренко Е. М. Степи // Растительность европейской части СССР Л., 1980. С. 203—239.

Лавренко Е. М., Карамышева З.В., Никулина Р. И. Степи Евразии. Л., 1991. С. 5—46.

Почвенная карта Саратовской области (приложение 6) // Эколого-ресурсный атлас Саратовской области. Саратов, 1996. 11 к.

Решетникова Т. Б. Флора юга Правобережья Саратовской области и некоторые черты овражно-балочных флороценотипов: Автореф. канд. дис. М., 1995. 16 с.

Сакало Д. И. Лесостепной ландшафт европейской части СССР и его растительность // Бот. журн. 1961. Т. 46. № 7. С. 969—978.

Спрыгин И. И. Полоса Приволжской возвышенности // Растительный покров Средне-Волжского края. Самара, 1930. С. 16—28.

Тарасов А. О. Степная растительность в районе трассы государственной лесной полосы Саратов—Камышин, как очаг засорения лесопосадок // Уч. зап. Саратовск. гос. ун-та им. Н. Г. Чернышевского. Саратов, 1952. Т. 29. С. 129—182.

Тарасов А.О. Основные географические закономерности растительного покрова Саратовской области. Саратов, 1977. 21 с.

Тарасов А. О. Структура растительного покрова Нижнего Поволжья // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1991. Т. 96. Вып. 1. С. 92—100.

Фурсаев А. Д. Естественные леса в пределах трассы государственной лесной полосы Саратов—Камышин // Уч. зап. Саратовск. гос. ун-та им. Н. Г. Чернышевского. Саратов. 1952. Т. 29. С. 129—182.

Чигуряева А. А., Жидовинов Н. Я., Мичурин В. Г. Изменение растительности и климата на Юго-Востоке европейской части СССР в четвертичное время // Вопросы ботаники Юго-Востока. Саратов, 1988. Вып. 6. С. 53—80.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 990 с.

Шилова И. В. Флора и характерные черты растительности лесостепной части Саратовской области: Автореф. канд. дис. Сыктывкар, 2002. 20 с.

SUMMARY

The structure of vegetation cover of Privolzhskaya Hills has no clearly expressed zonation. It is represented by combination of separate forest and steppe plant groups, which has formed the forest-steppe complex as a whole. The general component of the plant complex of Privolzhskaya Hills within the Saratov Region is steppe and its petrophytic variants to a high degree. On this territory true steppes (forb — bunch-grass) predominate, with absolute domination of *Stipa capillata*.

УДК 574.4; 581.5; 581.9 Бот. журн., 2008 г., т. 93, № 4

© А. В. Туганаев, В. В. Туганаев

ПРИРОДА И РАСТЕНИЯ ВОЛЖСКО-КАМСКОЙ БУЛГАРИИ ПО МАТЕРИАЛАМ ПИСЬМЕННЫХ И АРХЕОЛОГИЧЕСКИХ ИСТОЧНИКОВ

A. V. TUGANAEV, V. V. TUGANAEV. THE NATURE AND THE PLANTS OF THE VOLGA-KAMA BULGARIA ACCORDING TO THE WRITTEN AND ARCHAEOLOGICAL SOURCES

Удмуртский государственный университет
426034 Ижевск, ул. Университетская, 1
Факс (3412) 75-58-66
E-mail: tuganaev@udm.ru
Поступила 21.03.2007
Окончательный вариант получен 13.09.2007

По письменным, палинологическим и археологическим материалам делается попытка реконструкции растительного покрова территории существовавшего средневекового феодального государства Волжско-Камской Булгарии. Установлено, что Волжско-Камская Булгария характеризовалась распространением лесостепной растительности; на полях преобладали посевы смешанных культур, широкое распространение имели овес посевной, ячмень обыкновенный, просо посевное и просо итальянское, рожь посевная яровая, пшеница мягкая, пшеница карликовая, полба-двузернянка, чечевица съедобная мелкосемянная, горох посевной. Посевы характеризовались высокой засоренностью.

Ключевые слова: средневековое земледелие, Волжско-Камская Булгария, лесостепь, возделываемые культуры.

Булгарский этнос сложился в приазово-донских степях и в Нижнем Поволжье (Халиков, 1969; Хузин, 1997, 2001). С середины первого тысячелетия н. э. булгарские племена стали покидать обжитые и принадлежащие им территории, одна часть мигрировала за Дунай и, слившись с местными славянскими племенами, участвовала в создании Болгарского царства, другая, более многочисленная, ушла на Волгу и Нижнюю Каму и здесь, ассимилировав местное, этнически пестрое население, создала первое в Среднем Поволжье государство — Волжско-Камскую Булгарию, которое в XIII в. было покорено татаро-монголами.

При рассмотрении истории волжско-камских булгар неизменно возникает вопрос о причинах, побудивших их покинуть этническую родину и выбрать новое местожительство на территории Средней Волги и Нижней Камы. Таковых, на наш взгляд, несколько.

Во-первых, изменение климата, вызвавшее явление, известное историкам под названием «великая сушь», а климатологам как «ксеротермический максимум» (Монин, Шишков, 1979; Будыко, 1980; Борисенков, 1982; Ясаманов, 1987).

В течение ксеротермического периода, продолжавшегося с небольшими перерывами в течение раннего и развитого средневековья вплоть до XIII в., среднего-

довая температура на территории современной лесной (подзона широколиственно-хвойных лесов таежной зоны и зона широколиственных лесов) и лесостепной областей была выше современной на 2—3 °С, а осадков выпадало меньше, чем в настоящее время. Такой климат благоприятствовал наступлению степей на леса. Развитию степной растительности способствовали антропогенные факторы — пожары, выпас скота и земледелие, поэтому можно полагать, что до прихода булгар на Средней Волге и на юге Среднего Предуралья имел место лесостепной ландшафт, характеризующийся сочетанием лесной, луговой и степной растительности. Такой ландшафт соответствовал образу жизни булгар, имеющих развитые по тому времени земледелие и скотоводство.

Во-вторых, сложная военно-политическая обстановка в Предкавказье и южных степях в V—VII вв. Булгары испытывали давление со стороны многочисленных воинственно настроенных кочевых племен — аваров, гуннов, половцев, хазар, мадьяров (венгров).

В-третьих, причины социальной природы. На территории Волжско-Камской Булгарии проживало население, находящееся на менее развитом уровне, чем булгарские переселенцы, оно не имело своей государственности, поэтому булгары на новом месте не испытывали организованного противодействия.

Таким образом, этносоциальные и природные факторы сыграли определяющую роль в появлении булгар в Среднем Поволжье, и этот факт является подтверждением представлений Л. Н. Гумилева (1990, 1993) о единстве и взаимозависимости закономерностей географической и этногенетической природы.

О растительности Волжско-Камской Булгарии можно получить определенное представление по материалам палинологических исследований. Казанскими палеоботаниками Л. М. Ятайкиным и В. Т. Шаландиной (1976) были проведены споро-пыльцевые анализы образцов торфяника, взятые из позднеголоценовых отложений как в Закамской части Татарстана, так и непосредственно из места раскопок крупного булгарского городища Биляр. В результате установлено, что на рассматриваемой территории в XI—XIII вв. н. э. около половины лесопокрытой площади занимали сосняки, а треть — широколиственные леса с доминированием дуба и липы и с участием вяза гладкого и вяза шероховатого. Береза и осина в структуре древостоя имели показатель 10 %. Доминанты травянистых сообществ были представлены преимущественно ксерофитами. Кроме того, авторы указывают на широкое распространение в восточном Закамье агрофитоценозов, т. е. в геоботаническом отношении рассматриваемый район в средние века имел много общего с современным Закамьем Республики Татарстан.

Первое официальное упоминание о Волжско-Камской Булгарии, ее городах, природе и особенностях населения имеется в сочинении арабского географа и астронома ал-Балхи, который в своем труде, написанном, как полагают, в 920—923 гг., указывает географическое положение этой страны (города Булгар и Сивар (Сувар)), отмечает характерные для нее долгие зимние ночи и короткие дни и долгие летние дни и короткие ночи (Фахрутдинов, 1977 : 68).

Ал-Муккадаси, арабский географ и путешественник (X в.), хотя и не был на Волге и Каме, сообщает, что «булгаре строят дома из дерева и камыша» (Фахрутдинов, 1984 : 75). Подобные сведения приводит ал-Балхи: «Дома деревянные и служат зимними жилищами» (Хвольсон, 1809 : 82).

Арабский географ и путешественник IX—X вв. Ибн-Русте (синоним Ибн-Даста) о булгарской земле отзывался как о стране, состоящей «из болотистых местностей и дремучих лесов» (Хвольсон, 1869 : 90).

В записках арабского путешественника и писателя Ибн-Фадлана, побывавшего на Волге в 922 г., можно найти хотя и отрывочные, но весьма интересные сведения о растениях.

«Право же, как-то я увидел в одном месте длинное дерево, длина которого [была] более ста локтей. Оно уже упало. И вот ствол его огромный чрезвычайно». Здесь дерево упоминается в связи с рассказом о змее, которая «скрылась между деревьями» (Путешествие.., 2004 : 30).

«[Однажды] мы остановились вместе с царем на одной остановке. И вошёл я, мои спутники — Текин, Сусан и Барыс — и [бывший] с нами человек из свиты царя [в пространстве] между деревьями. И вот он показал нам маленький стебель, зелёный, по тонкости подобный веретену, при большей длине, и на нём [он показал нам] зелёные отростки. На конце [каждого] такого разветвления [был] широкий лист, распростёртый на земле, [причём] на ней [же] разостлано нечто вроде [плотно прилегающего к ней] растения. Среди них [листьев] [находились] ягоды. Кто их ест, не сомневается, что это // гранат имлиси. Итак, мы поели их и убедились, что они [доставляют] большое удовольствие, так что мы не переставали их искать и есть» (Путешествие.., 2004 : 30).

«Я видел у них яблоки, отличающиеся большой зеленью и ещё большей кислотой, подобной винному уксусу, которые едят девушки и соответственно этому [их] называют» (Путешествие.., 2004 : 31).

«Я не видел в их стране чего-либо в большем количестве, чем деревьев орешника. Право же, я видел из него [такие] леса, что [каждый] лес имел сорок фарсахов в длину, при такой же ширине» (Путешествие.., 2004 : 31).

«Он сказал: Я видел у них деревья, не знаю, что это такое: чрезвычайно длинные, ствол их лишён листьев, макушки подобны макушкам пальм, имеющим тонкие ваи, но только эти [ваи] сходящиеся. Они берутся за известное им место ствола этого дерева, пробуравливают его и подставляют под него сосуд, в который из этого отверстия течет жидкость, более приятная, чем мёд. Если человек много её выпьёт, она опьянит его, как опьяняет вино и [даже] более» (Путешествие.., 2004 : 31).

Даются названия некоторых деревьев — хаданг (сосна) и халанж (береза). По описанию «имплис» — это, скорее всего, костяника каменная, отдельные плодики ее по форме и вкусу напоминают семена граната. Что же касается обилия орешника и наличия яблони, то это неудивительно. Территория западного Закамья Татарстана, согласно Т. В. Роговой (Рогова, 2001), в фитоэкологическом отношении относится к Западно-Закамскому остепненно-равнинному региону, и степи здесь являются коренной растительностью так же, как и широколиственные леса (дубравы, липняки и т. д.), хотя, как указывают М. В. Марков (1935, 1939) и В. Д. Авдеев (1958), степи в этой части Татарстана в своем происхождении в значительной степени связаны с воздействием антропогенных факторов. Мощные заросли кустарников между Булгаром и Суваром, о которых писали многие из указанных средневековых авторов, несомненно, были сложены из вишни степной, тёрна или сливы колючей, спиреи городчатой, караганы кустарниковой, миндаля низкого (бобовника), лещины обыкновенной, шиповника. Степные кустарниковые заросли в настоящее время приурочены в основном к склонам южной экспозиции с сильно карбонатными, хорошо прогреваемыми почвами, но в прошлом они могли иметь более значительное распространение, встречаясь и по ровным водоразделам с глубоким залеганием грунтовых вод. Орешниковые заросли своим обилием также обязаны антропогенному воздействию. Они обычно бурно разрастаются на месте коренного липового дубняка в условиях выщелоченных черноземов или коричне-

во-серых почв. Рубка и выпас животных благоприятствуют победе лещины обыкновенной над остальными лесными породами (Марков, 2000).

Из деревьев в письменных источниках упомянуты береза, сосна, дуб (из стволов последнего сложена оборонительная стена), яблоня (Путешествие.., 2004 : 31). Что касается последнего вида, то это, несомненно, дикий вид яблони, являющийся спутником широколиственных пород на плодородных карбонатных почвах и успешно разрастающийся по опушкам и вырубкам. В настоящее время яблоня спорадически встречается по всему лесостепному Татарстану. В средние века яблоня лесная (*Malus sylvestris* Mill.) могла принимать более активное участие в структуре лесов, подвергающихся воздействию со стороны человека. Дерево, дающее «приятную жидкость» (Путешествие.., 2004 : 31), конечно же, береза бородавчатая.

В археологических материалах из средневековых булгарских памятников найдены плоды и семена ряда дикорастущих деревьев и кустарников: малины (в большом количестве) (Туганаев, 1984), яблони и лещины (Хузин, 2001), вишни (Туганаев, 1984; Хузин, 2001). Все они являются представителями естественной флоры и свидетельствуют о том, что булгары, равно как и местное население, населявшее Закамье Татарстана до прихода сюда булгар, пока еще не были знакомы с традицией искусственного разведения плодово-ягодных культур.

Практически в каждом письменном источнике о булгарах можно найти сведения о возделываемых ими культурах и земледелии.

Ибн-Фадлан в своих записках отмечает: «Пища их — просо и мясо лошади, но и пшеница и ячмень [у них] в большом количестве». Далее указывается, что «каждый, кто устраивает свадьбу или пир, дает „сарадж" медового набиза и [некоторое] количество скверной пшеницы» (Путешествие.., 2004 : 31).

«Они делают из ячменя похлёбку» (Ковалевский, 1956 : 136; Путешествие.., 2004 : 32).

Ибн-Русте так отзывается о булгарах: «Болгаре — народ земледельческий и возделывает всякого рода зерновой хлеб, как-то: пшеницу, ячмень, просо» (Хвольсон, 1869 : 21).

Русские летописцы оставили некоторые сведения о булгарах. Так, в 1024 г. они сообщают: «Бе мятеж велик и голод по... по всей стране, идоша по Волзе вси людье в Болгары и привезоша жито и тако ожиша» (Краснов, 1987 : 205). И позже в русских письменных источниках отмечалась хлеборобность булгар. Например, в 1229 г. во время неурожая «Болгаре возили жито во все грады русские и продавали, и тем великую помочь сделали» (ПСРЛ, 1846. Т. I. Вып. 1 : 147; 1846. Т. II: 135; 1848. Т. IV: 217). В золотоордынское время Волжско-Камская Булгария имела статус важнейшего земледельческого региона (Греков, Якубовский, 1950 : 101).

Персидский историк ал-Гардизи (Гардизи) (IX в.) приводит список возделываемых булгарских культур: «И у них существует обработка полей и сев, производятся разные зерновые, как-то: пшеница, ячмень, чумиза, чечевица, маш, кроме того всякое другое» (тыква, чечевица, бобы) (Бартольд, 1897 : 121; Заходер, 1967 : 30, 31).

А. В. Кирьянов (1955, 1958) и Ю. А. Краснов (1987), авторы исследований о булгарском земледелии, указывают на высокий для своего времени уровень булгарского земледелия. По Ю. А. Краснову (1987), булгарами применялась переложная и залежная системы, а А. В. Кирьянов предполагает наличие у булгар паровой и даже трехпольной системы (Кирьянов, 1958).

Наиболее полные данные о составе возделываемых культур, структуре посевов и характере земледелия можно получить по археологическим материалам. Обстоя-

тельные сводки по булгарским земледельческим орудиям и способам хранения запасов семян и плодов сделаны А. В. Кирьяновым (1958), Ю. А. Красновым (1987), Ф. Ш. Хузиным (1997).

Нами изучены палеоагроботанические материалы из ряда археологических памятников добулгарского, раннебулгарского, булгарского и золотоордынского времени как на территории самой Волжско-Камской Булгарии, так и примыкающих к ней регионах.

К памятникам добулгарского времени относятся Осинское городище (юг Пермской обл.) и недалеко от него расположенное городище Сосновское (Удмуртская Республика). В первом, по В. Ф. Геннингу (1959), были найдены зерновки мягкой и карликовой пшениц, во втором по отпечаткам на керамике нами были определены зерновки полбы, овса посевного, ржи посевной, голозерного и пленчатого ячменей. В памятниках более позднего времени, а именно в VI—X вв., встречаемость зерновых материалов заметно возрастает, и география таких обнаружений охватывает все Среднее Поволжье и Предуралье (табл. 1).

Приведенные в табл. 1 материалы неизбежно приводят к единственному выводу о том, что лесостепная и южнолесная части Среднего Поволжья и Среднего Предуралья еще в добулгарское время представляли собой земледельчески довольно хорошо освоенный регион. Булгары, выходцы из земледельчески развитого края, естественно, привнесли много нового и, возможно, более совершенного в традиции местных народов. Они могли вести земледелие по переложной системе с разделкой задернованных почв тяжелым плугом, так называемым булгарским сабаном (Штукенберг, 1896).

Но главным благоприятным фактором, вызвавшим бурное развитие земледелия, является создание булгарами собственного государства, для укрепления которого была необходима сильная экономика. Булгары смогли развить и стимулировать земледелие настолько, что вскоре Волжско-Камская Булгария, судя по летописным материалам, стала в сельскохозяйственном отношении развитой страной.

На полях Волжской Булгарии возделывалось множество культурных растений, в числе наиболее важных значились пшеница мягкая обыкновенная, пшеница карликовая, полба-двузернянка, просо обыкновенное и итальянское (чумиза), ячмень обыкновенный, рожь посевная, овес посевной, чечевица мелкосемянная, горох посевной мелкосемянный (табл. 2; рис. 1). Одновидовые посевы встречались исключительно редко. По нашим подсчетам, более 80 % посевов представляли собой смесь различных культур с некоторым преобладанием какой-либо из них. Показателем этого является специально проведенный подсчет числа видов культурных растений в зерновых образцах (табл. 3). Из 91 проанализированного образца всего в 5 (5.5 %) встречались зерновки одного вида, в 7 — двух, в остальных — трех и более видов.

Встречаемость ржи в зерновом материале исключительно яровых культур приводит к выводу о том, что булгарские земледельцы не были знакомы с культурой озимой ржи, и паровая система в виде трехполья у них отсутствовала. Дополнительным подтверждением такого вывода являются также данные ботанического анализа зернового материала из Золотарёвского городища (Пензенская обл.) (Туганаев, Туганаев, 2006). Определение видового состава и подсчет плодов и семян показали, что образец представлял собой сложную смесь культур с преобладанием проса и яровой ржи (табл. 4).

Одной из важнейших проблем у булгарских земледельцев была борьба с сорняками. Как она проводилась и проводилась ли она вообще — неизвестно. Данные по определению «амбарной» засорённости (т. е. засорённости семенного материала,

ТАБЛИЦА 1

Находки плодов и семян культурных растений в археологических памятниках V—X вв. н. э. на территории Среднего Поволжья и Вятско-Камского Предуралья

Название растений	Местонахождение, датировка										
	Ош-Пандо[1] (VI—VII вв. н. э.) (Мордовия)	Казна-Пандо[2] (IX—X вв. н. э.) (Мордовия)	Ашна-Пандо[2] (VI—VII вв. н. э.) (Мордовия)	Троицкий Урай[3] (V—VII вв. н. э.) (Татарстан)	Шолом[4] (VII—X вв. н. э.) (Татарстан)	Балымеры[4] (VII—X вв. н. э.) (Татарстан)	Старая Игра[5] (IV—VII вв. н. э.) (Удмуртия)	Кирбинское[5] (VII вв. н. э.) (Лаишевский р-н, Татарстан)	Верх-Сая[6] (VI—IX вв. н. э.) (Пермская обл.)	Лобач[6] (VI—IX вв. н. э.) (Пермская обл.)	Бартымское[6] (VI—IX вв. н. э.) (Пермская обл.)
Triticum aestivum L.	+	—	—	—	—	+++	+	—	++	++	—
T. compactum Host.	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
T. durum Desf.	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
T. dicoccum (Schrank) Schuebl	+	+	+	—	++	+++	++	—	+++	+++	++
Panicum miliaceum L.	++	—	—	—	++	+	—	—	—	—	—
Avena sativa L.	—	—	—	—	+	++	+	+	++	—	—
Secale cereale L.	++	+	+	—	+	—	+	—	++	—	—
Hordeum vulgare L.	+++	+	+	+	+++	+	+++	—	+++	++	+++
H. langunculiforme (Bacht.) Bacht. et Nikit.	—	—	—	—	—	—	+	—	++	+	+
Pisum sativum L.	—	+	+	—	+	—	—	—	—	—	—
Lens culinaris Medik.	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—
Cannabis sp.	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—

Примечание. [1] — по В. В. Туганаеву (1984); [2] — по П. Д. Степанову (1950), [3] — по В. В. Туганаеву (1984); [4] — по А. В. Киртянову (1958); [5] — по А. В. Туганаеву (2003); [6] — по А. В. Туганаеву, В. В. Туганаеву (2003, 2006); +++ — очень часто, ++ — часто, + — единично, — — не встречаются.

ТАБЛИЦА 2

Возделываемые культуры в лесостепных и степных районах Волжско-Камского региона (X—XV вв.) (по В. В. Туганаеву, 1984, 1987)

Название растений	Сувар, XII—XIII вв.	Рождествено, XII—XIII вв.	Булгар, X—XII вв. 1980 г.	Булгар, XII—нач. XIII в. 1980 г.	Булгар, XII—XIV вв. 1978 г.	Булгар, XIII—XIV вв. 1972 г.
Avena sativa L.	++	—	—	++	+	—
Cannabis sativa L.	—	—	—	—	—	—
Fagopyrum esculentum Moench	—	—	—	—	—	—
Hordeum vulgare L.	+	+	—	+	+++	+++
H. lagunculiforme (Bacht.) Bacht. et Nikit.	+	—	—	+	+	—
Lens culinaris Medik.	—	—	—	—	—	+++
Linum usitatissimum L.	—	—	—	—	+	—
Panicum miliaceum L. + *P. italicum* L.	—	—	—	—	++	+++
Pisum sativum L.	+	—	—	—	—	+++
Secale cereale L.	++	+	—	++	+	+
Triticum aestivum L.	—	—	+	—	+++	+++
T. durum Desf.	—	—	—	—	—	—
T. compactum Host.	++	—	—	++	++	—
T. dicoccum (Schrank) Schuebl	—	+	—	—	++	++
Vicia sativa L.	—	—	—	—	+	++

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Название растений	Булгар, вторая пол. XIII—нач. XV в. 1980 г.	Булгар, XIV в. 1952 г.	Булгар, XIV в. 1979 г.	Булгар, XIV в. 1978 г.	Булгар, XIV в. 1979 г.	Биляр, XI—XIII вв.
Avena sativa L.	++	++	++	—	—	++
Cannabis sativa L.	—	—	++	+	—	++
Fagopyrum esculentum Moench	—	—	—	—	—	+
Hordeum vulgare L.	++	++	+	—	—	++
H. lagunculiforme (Bacht.) Bacht. et Nikit.	+	—	+	—	—	+
Lens culinaris Medik.	—	+++	—	—	—	+
Linum usitatissimum L.	—	—	—	—	+	—
Panicum miliaceum L. + *P. italicum* L.	—	+++	++	+++	+	+++
Pisum sativum L.	—	++	++	—	—	++
Secale cereale L.	—	++	++	—	++	++
Triticum aestivum L.	++	+++	+++	—	++	+++
T. durum Desf.	—	—	—	—	—	+
T. compactum Host.	++	—	+++	—	++	+
T. dicoccum (Schrank) Schuebl.	—	+	+++	—	++	+++
Vicia sativa L.	—	—	—	—	—	—

Примечание. +++ — очень часто; ++ — часто; + — единично; — — не встречаются.

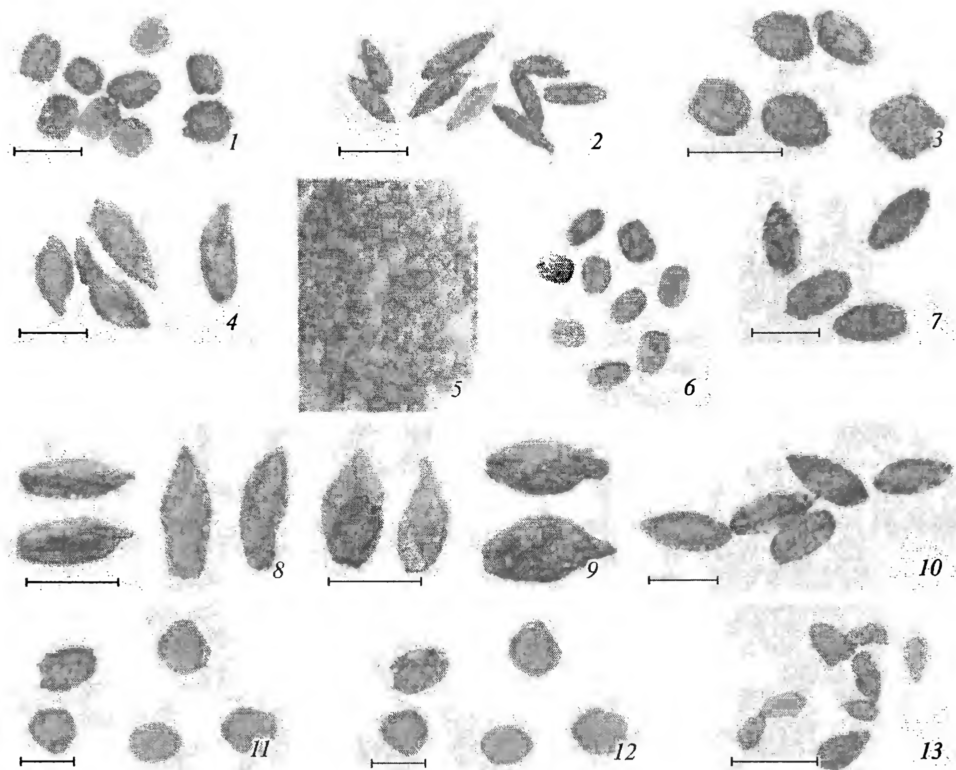


Рис. 1. Семена культурных растений, возделывавшихся в Волжской Булгарии.

1 — *Triticum compactum* Host., *2* — *Avena sativa* L., *3* — *Cannabis sativa* L., *4* — *Triticum dicoccum* (Schrank) Schuebl., *5* — *Panicum miliaceum* L. + *P. italicum* L., *6* — *Triticum aestivum* L., *7* — *Triticum durum* L., *8* — *Secale cereale* L., *9* — *Hordeum lagunculiforme* (Bacht.) Bact. et Nikit., *10* — *Hordeum vulgare* L., *11* — *Pisum sativum*, *12* — *Lens culinaris* Medik., *13* — *Limum usitatissimum* L. Масштабная линейка — 5 мм.

ТАБЛИЦА 3

Количество видов культурных растений в ботанических материалах памятников средневековья (Вятско-Камское Предуралье и Среднее Поволжье)

Количество культур в образцах	Верх-Саинское I городище (Пермская обл.) (VI—IX вв. н. э.)		Городища Иднакар, Весьякар, Гурьякар (Удмуртская Республика) (IX—XIII вв. н. э.)		Городище Биляр (Республика Татарстан) (XI—XIII вв. н. э.)		Всего	
	количество образцов	%	количество образцов	%	количество образцов	%	количество образцов	%
1	—	—	4	6.8	1	4.5	5	5.5
2	—	—	4	6.8	3	13.7	7	7.7
3	1	10	12	20.3	4	18.2	17	18.8
4	2	20	15	25.4	4	18.2	21	23.0
5	2	20	18	30.5	2	9.1	22	24.2
6	3	30	4	6.8	5	22.7	12	13.1
7	2	20	1	1.7	2	9.1	5	5.5
8	—	—	1	1.7	—	—	1	1.1
9	—	—	—	—	1	4.5	1	1.1
Всего:	10	100	59	100	22	100	91	100

ТАБЛИЦА 4

Культурные растения в ботаническом образце
из раскопок Золотарёвского городища (1236 г.) (Пензенская обл.)

Название растений	Количество	
	абс., в шт.	отн., %
Panicum italicum L.	1 326	43.0
Secale cereale L.	1 033	33.5
Avena sativa L.	305	9.9
Triticum dicoccum (Schrank.) Schuebl.	162	5.3
Hordeum vulgare L.	130	4.2
Triticum aestivum L.	109	3.5
Pisum sativum L.	9	0.3
Lens culinaris Medik.	9	0.3
Triticum compactum Host.	1	<0.03
Всего:	3 084	100.0

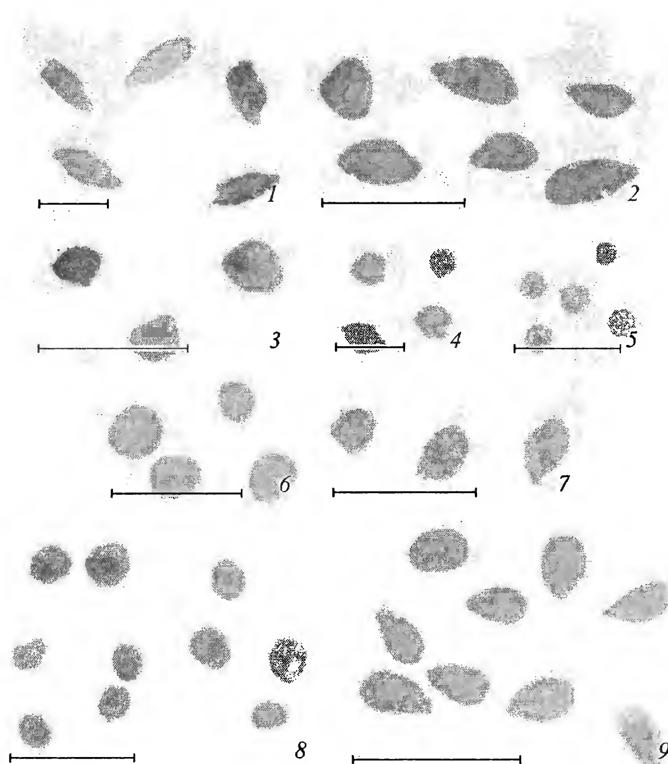


Рис. 2. Семена сорных растений Волжской Булгарии.

1 — *Centaurea cyanus* L., *2* — *Convolvelus arvensis* L., *3* — *Agrostemma githago* L., *4* — *Polygonum convolvulus* L., *5* — *Chenopodium album* L., *6* — *Neslia paniculata* (L.) Desv., *7* — *Setaria viridis* (L.) Beauv., *8* — *Galium aparine* L., *9* — *Galeopsis ladanum* L. Масштабная линейка — 5 мм.

взятого из зерновых ям) показывают, что сорнякам на полях булгарских земледельцев жилось привольно: около 300 плодов и семян сорных растений на 1000 зерновок культурных растений, по современным меркам, это более чем сильный засорённый материал (рис. 2). Что касается полевой засорённости, то она могла быть еще выше, поскольку многие злостные сорняки (осот полевой, вьюнок полевой, бодяк щетинистый, пырей ползучий и др.) на полях вегетативным путем размножаются более энергично, чем семенами. Земледельцам удавалось противостоять сорнякам путем забрасывания использованных и сильно засорённых полей и освоения новых чистых участков приемами подсечно-огневого и переложного земледелия. Но целинная земля позволяла получать урожай 3—4 года, пока не разрастались сорняки. Идентификация сорных растений по их плодам и семенам показала, что на полях булгарских земледельцев преобладали *Agrostemma githago* L., *Centaurea cyanus* L., *Chenopodium album* L., *Convolvulus arvensis* L., *Galeopsis ladanum* L., *Galium aparine* L., *Neslia paniculata* (L.) Desv., *Polygonum convolvulus* L., *Setaria viridis* (L.) Beauv.

Заключение

Использование в ботанических работах письменных источников и археологических материалов полезно, особенно при изучении отношений человека с природой. В настоящее время на территории бывшей Волжско-Камской Булгарии активизируются археологические изыскания, ботаническому анализу подвергаются самые различные предметы и материалы (древесина, ткани, погребённые почвы), что позволит лучше представить историю фитоценозов и отдельных видов растений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Авдеев П. Д. Этапы формирования и деградации степной растительности в Закамье // Бот. журн. 1958. Т. 43. № 6. С. 840—847.

Бартольд В. В. Отчет о поездке в Среднюю Азию с научной целью, 1893—1894 гг. ЗАН. VIII сер. по историко-филологическому отд. СПб., 1897. Т. 1. № 4. 234 с.

Борисенков Е. П. Климат и деятельность человека. М., 1982. С. 23, 28.

Будыко М. И. Климат в прошлом и будущем. Л., 1980. С. 169.

Генинг В. Ф. Осинское городище // Отчет Камско-Вятской археологической экспедиции. Вып. 1. Пермь, 1959. С. 164—195.

Греков Б. Д., Якубовский Я. Ю. // Золотая Орда и ее падение. М.; Л., 1950. 478 с.

Гумилев Л. Н. Этногенез и биосфера Земли. Л., 1990. 528 с.

Гумилев Л. Н. Древние тюрки. М., 1993. 527 с.

Заходер Б. Н. Каспийский свод сведений о Восточной Европе. Т. 2. М., 1967. С. 30—31, 37.

Кирьянов А. В. К вопросу о земледелии Волжских Болгар // Краткие сообщения Института истории материальной культуры. № 57. 1955. С. 3—16.

Кирьянов А. В. К вопросу о раннеболгарском земледелии // Материалы и исследования по археологии СССР. М., 1958. Т. 2. Вып. 61. С. 282—291.

Ковалевский А. П. Книга Ахмеда Ибн-Фадлана о его путешествии на Волгу в 921—922 гг. Харьков, 1956. С. 136.

Краснов Ю. А. Некоторые вопросы истории земледелия у жителей города Болгара и его округи // Город Болгар. Очерки истории и культуры. М., 1987. С. 205—230.

Марков М. В. Лес и степь в условиях Закамья // Уч. зап. Казанского гос. ун-та. Кн. 7. Ботаника. 1935. Т. 95. Вып. 2. С. 69—179.

Марков М. В. Лес и степь в условиях Закамья. II. Хвойные леса // Уч. зап. Казанского гос. ун-та. Кн. 1. Ботаника. 1939. Т. 99. Вып. 5. С. 167—181.

Марков М. В. Избранные труды. Казань, 2000. 451 с.

Монин А. С., Шишков Ю. А. История климата. Л., 1979. 169 с.

ПСРЛ (Полное собрание русских летописей). СПб., 1846. Т. I. Вып. 1. 147 с.; 1846. Т. 2. 135 с.; 1848. Т. 4. 217 с.

Путешествие Ахмеда Ибн-Фадлана на Волгу. Казань, 2004. 160 с.

Рогова Т. В. Закономерности фитообразования зонального экотона (на примере южной границы восточно-европейских хвойно-широколиственных лесов): Автореф. дис. д-ра биол. наук. Екатеринбург, 2001. 41 с.

Степанов П. Д. К вопросу о земледелии у древней мордвы // Сов. этнография, 3. 1950. С. 63—75.

Туганаев В. В. Агрофитоценозы современного земледелия и их история. М., 1984. 88 с.

Туганаев В. В., Ефимова Т. П. К познанию состава возделываемых культур Волжско-Камского региона в средневековье (IX—XV вв. н. э.) // Региональные флористические исследования: Межвуз. сб. Л., 1987. С. 57—70.

Туганаев А. В., Туганаев В. В. Состав и структура агроценозов Кунгурской лесостепи в раннее и среднее средневековье (VI—IX вв. н. э.) // Вестн. Удмурт. ун-та. Сер. «Биология». 2003. С. 69—80.

Туганаев А. В. Ботанические материалы из археологических памятников Удмуртии и сопредельных территорий // Матер. докл. VI Российской университ.-академич. науч.-практ. конф. Ижевск, 2003. С. 311—312.

Туганаев А. В., Туганаев В. В. Культурные и сорные растения на полях Пензенского Поволжья в средневековье // Экология. 2006. № 6. С. 475—477.

Хвольсон Д. А. Известия о хазарах, буртасах, болгарах, мадьярах, славянах и руссах Абу-Али Ахмеда бен Омара ибн Даста. СПб., 1869. 252 с.

Хузин Ф. Ш. Волжская Булгария в домонгольское время (X—начало XIII веков). Казань. 1997. 184 с.

Хузин Ф. Ш. Булгарский город в X—начале XIII в. Казань. 2001. 408 с.

Штукенберг А. Р. Земледельческие орудия древних булгар // Уч. зап. Казанск. ун-та. Кн. 6—7. Казань, 1896. С. 211—220.

Ясаманов Н. А. Климат и жизнь // Человек и природа. Знание. № 7. 1987. С. 18—62.

Ятайкин Л. М., Шаландина В. Г. Растительный покров в районе Билярского городища // Исследования Великого города. М., 1976. С. 246—251.

SUMMARY

The significant part of the present Vyatka-Kama Urals piedmomt and the Middle Volga Region in Middle Ages made the territory of the Volga-Kama Bulgaria. Written, palynological and ethnobotanical researches have shown that in 9—13th centuries AD the forest-steppe landscape took place there, and agriculture was widely distributed. Crops were polydominant and highly weedy.

УДК 581. 526. 53 Бот. журн., 2008 г., т. 93, № 4

© Т. И. Казанцева,[1] Н. И. Бобровская,[1] А. И. Пащенко,[2] В. В. Тищенко[2]

ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНОСТИ 100-ЛЕТНЕЙ СТЕПНОЙ ЗАЛЕЖИ КАМЕННОЙ СТЕПИ (ВОРОНЕЖСКАЯ ОБЛАСТЬ)

T. I. KAZANSTEVA, N. I. BOBROVSKAJA, A. I. PASHCHENKO, V. V. TISHCHENKO. THE DYNAMICS OF VEGETATION OF CENTENARY STEPPE FALLOW IN KAMENNAYA STEPE (VORONEZH REGION)

[1] Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
[2] НИИСХ им. В. В. Докучаева
Поступила 03.05.2007

Изучена динамика растительности степной залежи 1908 г. Рассматриваются основные сукцессионные стадии степной залежи и их продолжительность. Для каждой стадии приводится характеристика растительности. К настоящему времени на этой территории сформировался молодой лес.

Ключевые слова: степи, динамика растительности, залежь, сукцессия, продуктивность.

Для борьбы с засухой в конце XIX в. под руководством В. В. Докучаева в Каменной степи (Воронежская обл.) стали осуществлять систему мероприятий, в которой основное место отводилось закладке лесных насаждений. В состав экспеди-

ции входил выдающийся ботаник Г. И. Танфильев, который, изучая растительность степной зоны, совершил рекогносцировочную поездку в Каменную степь. В результате проведенных там исследований им был составлен флористический список (Танфильев, 1898) из 125 видов, приуроченных в основном к днищу балки Таловой, солонцам и меловым отложениям. Г. И. Танфильев высказал предположение о возможности расширения границ леса за счет степи. В последующие годы ботанические исследования в Каменной степи проводились в двух направлениях: а) изучение лесных насаждений, б) исследования растительного покрова степных залежей и целинной растительности при различных режимах хозяйственного использования (сенокошение, выпас). Первая лесная полоса была создана в Каменной степи в 1893 г., последняя — в 1992 г., к 100-летию «Особой экспедиции» (Каменная..,1992). Однако работы по их модификации с разной степенью интенсивности проводятся до сих пор. Впервые изучение лесных насаждений было проведено Г. Н. Высоцким (1912), позднее Ю. В Ключниковым (1940), Е. С. Павловским (1967) и др. Т. И. Исаченко (1950) изучала расселение древесных и кустарниковых видов в Каменной степи. Она показала, что они расселяются здесь естественным путем и способны создавать устойчивые лесные группировки. Т. И. Исаченко (1954) подробно исследован травяной покров лесных насаждений и даются некоторые практические рекомендации по уходу за искусственными лесополосами в условиях Каменной степи.

Сравнительно хорошо на территории Каменной степи изучено климатоулучшающее, противоэрозионное воздействие лесополос, а также и другие их функции (Петров, Скачков,1981). Кроме очевидного положительного, они оказывают и негативное влияние, в первую очередь на естественную степную растительность. Уже в 1920-х годах А. И. Мальцев (1922—1923) обратил внимание на возможные изменения в составе и структуре травостоя степных залежей, находящихся в контакте с лесополосами. Исследования залежей на территории Каменной степи впервые провел К. В. Владимиров (1914). Им был составлен флористический список растений, включающий 235 видов. Он сделал сравнительный анализ видового состава разновозрастных степных залежей и растительности балки Таловой, определил на залежах величину надземной массы растительности различных агроботанических групп. А. И. Мальцев (1922—1923) уделил значительное внимание особенностям распространения наиболее типичных видов и растительных формаций. Им впервые была составлена Карта растительности территории Каменной степи. Б. А. Келлер (1921,1931) изучал влияние сенокошения на степной травостой целинных участков. В дальнейшем Н. А Аврорин (1934) и В. В. Алехин (1934) продолжили исследования целинных участков и разновозрастных степных залежей при абсолютно-заповедном режиме, а Н. А. Аврорин провел еще картирование их растительности. В работах Н. С. Камышева (1948, 1956) большое внимание уделялось динамике и закономерностям залежной растительности Каменной степи. Он также провел фундаментальные исследования флоры Каменной и Хреновской степей (Камышев,1971).

В период с 1970 по 1984 г. исследования были продолжены А. И. Пащенко (1974, 1992). Она подробно изучала флору и динамику растительности Каменной степи при разных режимах использования (сенокошение, выпас).

Начиная с 1996 г. мы занимались исследованием растительности разновозрастных степных залежей и целинных участков Каменной степи. Эти работы позволили выявить их современный видовой состав, состав жизненных форм и эколого-фитоценотических групп, а также продуктивность основных фитоценозов. Была показана трансформация разновозрастных степных залежей в антропогенно-нарушенных

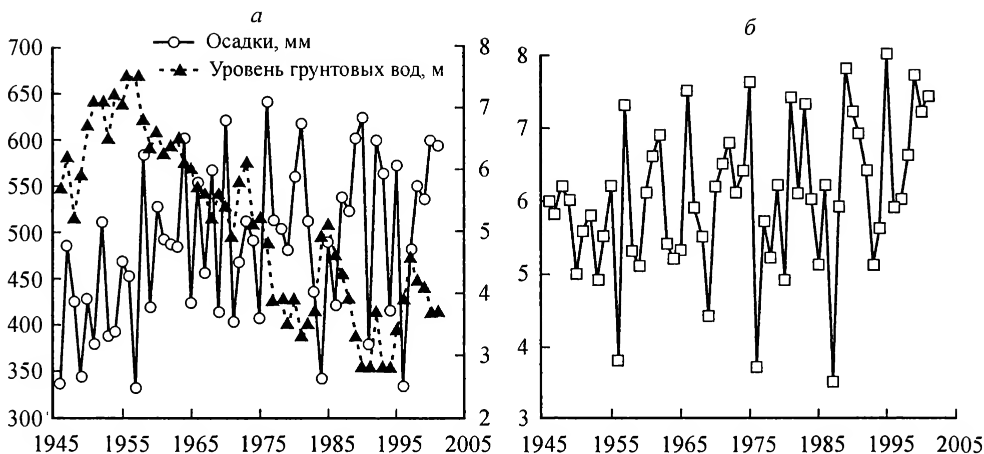


Рис. 1. Динамика многолетних среднегодовых величин осадков и уровня грунтовых вод (*а*) и среднегодовой температуры воздуха (*б*) на территории НИИ с/х им. В. В. Докучаева.

По оси абсцисс — годы; по оси ординат — осадки (мм) и уровень грунтовых вод (м), температура воздуха (°С).

ландшафтах (Казанцева, Бобровская,1997; Бобровская и др., 2000; Казанцева и др., 2002, Казанцева и др., 2003).

Согласно ботанико-географическому районированию, луговые степи Каменной степи относятся к Среднерусской лесостепной подпровинции, Восточноевропейской лесостепной провинции (Лавренко и др., 1991), а физико-географическому — к Калачскому овражно-балочному южнолесостепному району лесостепной провинции Среднерусской возвышенности (Физико-географическое.., 1961).

В работе А. И. Мальцева (1922—1923 гг.) приводятся средние многолетние, за 29 лет, данные (1893—1921гг.) по количеству осадков в Каменной степи и температуре. Среднемноголетняя годовая сумма осадков в этот период составила 423 мм, а температура воздуха — + 5.2 °С. Наши расчеты трендов температур за период с 1900 по 1996 г. показали, что сначала прошлого века они выросли на 1.4 °С (при 95%-м уровне значимости). Их основное увеличение пришлось на весенние (март-май) и зимние (декабрь) месяцы. С начала 1950-х по конец 1990-х гг. произошло увеличение количества осадков — положительный тренд составляет 83 мм, т. е. 18 % от суммы осадков за год. А вот статистически значимого повышения температур за этот период не произошло. Сумма осадков за вековой период (1900—2001 гг.) составила 486 мм в год, а среднегодовая температура — + 6 °С. Радиационный индекс сухости для территории Каменной степи составляет 1.17. Изменение погодных условий отразилось на уровне грунтовых вод (рис. 1). Выявлен подъем уровня грунтовых вод с 6—8 до 3—6 м (Лебедев, 1964).

В Каменной степи на дренированных плакорах и пологих склонах широкое распространение получили обыкновенные черноземы. Это среднемощные и среднегумусные почвы с содержанием гумуса в пахотном горизонте от 6.7 до 8.2 %, чаще всего они легкосуглинистые (Ахтырцев, 1955, 1992).

Методы и материалы

Работы проводились на территории Научно-исследовательского института с/х им. В. В. Докучаева Центрально-Черноземной полосы. Мы приняли участие в эксперименте, где на залежи 1908 г., площадью 3.2 га в 1912 г. был прекращен выпас и сенокошение и введен абсолютно-заповедный режим. Этот участок граничит с лесной полезащитной полосой и питомником, с двух сторон ограничен косимой залежью 1882 г. На абсолютно-заповедном участке сначала стала восстанавливаться лугово-степная растительность, однако довольно быстро здесь стали поселяться сначала отдельные деревья и кустарники, а к началу 1970-х годов более 60 % площади уже занимали древесно-кустарниковые группировки. В 1977 г. на площади 1.4 га были удалены деревья и кустарники и введен режим ежегодного сенокошения. На остальной части залежи (170 × 85 м) был сохранен абсолютно-заповедный режим. В 2001 г. начато изучение этого экспериментального участка. В работе применялись достаточно широко используемые методические подходы (Сукачев, Зонн,1961; Василевич, 1969; Ипатов, 2000). Для выявления видового состава деревьев и кустарников, их численности, проективного покрытия, высоты, диаметра крон и стволов (на высоте 1.3 м) было заложено 50 площадок по 100 м^2. Для всходов и возобновления древесных видов и трав определялись такие показатели, как проективное покрытие, высота и жизненное состояние на 20 площадках по 1 м^2. Продуктивность деревьев и кустарников определена по модельным экземплярам (высоте и диаметру). Выявлено горизонтальное распределение деревьев и кустарников на площади 0.5 га.

Результаты и их обсуждение

Первое описание растительности степной залежи 1908 г. было проведено спустя 5 лет после его заповедания (Владимиров,1914). К этому времени на 100 м^2 площади залежи насчитывалось 40, а с учетом всей территории — 53 вида. По величине надземной массы первое место (более 40 %) принадлежало *Elytrigia repens*,[1] второе — после пырея — занимало разнотравье. Узколистных злаков было немного и среди них — *Stipa capillata*. Отмечено участие типичных степных кустарников — *Amygdalus nana* и *Chamaecytisus ruthenicus*.

А. И. Мальцев (1923—1924) выявил различия в характере растительного покрова в западной и восточной части степной залежи. В западной части преобладали бобовые — *Coronilla varia, Lathyrus tuberosus*, *Vicia tenuifolia,* различные виды рода *Trifolium*; в восточной — злаки: *Elytrigia repens, Poa angustifolia, Festuca sulcata, Phleum pratense*. Здесь отмечены заросли *Amygdalus nana* и отдельные кусты *Chamaecytisus ruthenicus*. По всему участку, особенно в его западной части, было обильно развито высокорослое разнотравье: *Cirsium arvense, Centauera scabiosa, Verbascum lychnitis*, придающее ей бурьянистый вид.

Согласно данным Н. А. Аврорина (1934), после 19 лет заповедания приблизительно 10 % площади уже занимали корневищные широколистные злаки (*Bromus inermis, Elytrigia repens*), 2—3 % — узколистные злаки (рис. 2), среди которых преобладала *Poa angustifolia*, распределявшаяся по площади неравномерно, небольшими пятнами. Достаточно широко были представлены виды сем. *Fabaceae*, занимавшие не менее 35 % площади (*Lathyrus tuberosus, Medicago falcata*, *Vicia tenuifo-*

---

[1] Латинские названия видов приведены по С. К. Черепанову (1995).

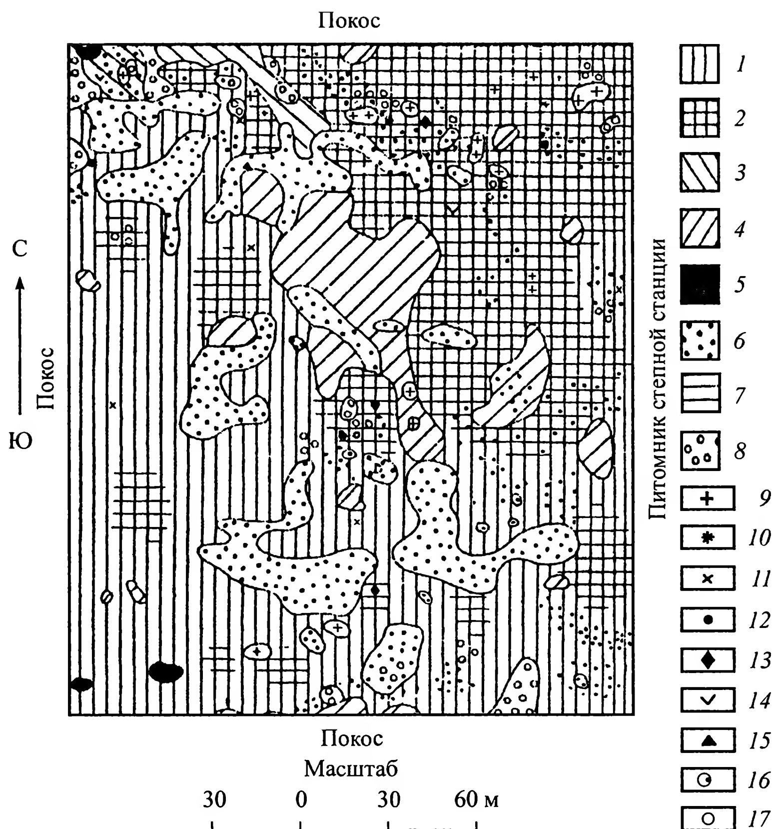


Рис. 2. Распределение растительности на степной залежи 1908 г. (Аврорин, 1934).

1 — разнотравье, *2* — то же с преобладанием бобовых, *3* — узколистные злаки, *4* — широколистные, *5* — *Artemisia pontica*, *6* — *Cirsium arvense*, *7* — *Elytrigia repens*, *8* — *Chamaecyticus rutenicus*, *9* — *Amygdalus nana*, *10* — *Rosa cinnamomea*, *11* — *Prunus spinosa*, *12* — *Lonicera tatarica*, *13* — *Crataegus* sp., *14* — *Ulmus pedunculata*, *15* — снарядная воронка, *16* — сурчина, *17* — *Pyrus communis*.

lia и др.). Остальные представители разнотравья занимали в это время около 40 % территории, причем их основу составлял *Galium verum*. В этот период было отмечено 2 вида деревьев (*Pyrus communis, Ulmus laevis*). По-прежнему в растительном покрове присутствовали степные кустарники — *Amygdalus nana* и *Chamaecytisus ruthenicus*.

После 35 лет (1912—1947 гг.) режима абсолютной заповедности (Камышев, 1956) в растительном покрове появилось 14 видов деревьев и кустарников (табл. 1). Такие виды, как *Acer tataricum, Rhamnus cathartica, Lonicera tatarica* и *Crataegus curvisepala*, оказались довольно многочисленны. В этот период они были распределены по площади диффузно и лишь отдельные из них (*Pyrus communis* и *Ulmus laevis*) образовывали небольшие группы. Н. С. Камышев выявил, что за 20 лет наблюдений (1927—1947 гг.) в травяном ярусе сократились площади, занимаемые видами сем. *Fabaceae*, увеличилось же число видов сем. *Poaceae*, таких как *Calamagrostis epigeios*, а также видов родов *Stipa* и *Festuca*. С точки зрения Н. С. Камышева, типчаковые и ковыльные группировки вытеснили некоторые виды сем. *Fabaceae*, корневищный злак *Bromus inermis*, а также сорняки *Sonchus arvensis* и др. Среди разнотравья в этот период преобладал *Origanum vulgare,* проективное по-

ТАБЛИЦА 1

Динамика видового состава и численности деревьев и кустарников на зарастающей залежи (экз./га)

Вид, жизненная форма	Годы			
	1927*	1947**	1972***	2001
Деревья				
Acer negundo	—	1	4	100
A. platanoides	—	—	1	4
A. tataricum	—	9	32	1004
Amelanchier ovalis	—	—	1	—
Prunus divaricata	—	—	1	48
Padus racemosa	—	—	1	6
Malus praecox	—	3	3	2
Fraxinus exselsior	—	—	1	2
Pyrus communis	2	6	2	70
Ulmus laevis	1	3	2	—
Кустарники				
Amagdalus nana	Куртины			2 куртины
Crataegus curvisepala	1	8	16	202
C. sanguinea	—	1	2	28
Cotoneaster sp.	—	—	1	—
Chamaecytisus ruthenicus	Куртины			—
Ligustrum vulgare	—	—	1	—
Lonicera tatarica	1	9	16	28
Prunus spinosa	2	2	Куртины	—
Rhamnus cathartica	—	15	25	30
Rosa villosa	—	1	4	—
Sambucus racemosa	—	—	1	154
S. nigra	—	1	1	6
Syringa vulgaris	—	—	1	—

Примечание. * По данным Н. Н. Аврорина (1934), ** Н. С. Камышева (1956), *** А. И. Пащенко (1974).

крытие которого составляло почти 50 %. Увеличилось и количество *Amygdalus nana* (до 18 %).

В 1972 г. А. И. Пащенко провела сплошное картирование растительности участка, который находился в условиях абсолютной заповедности уже 60 лет. К этому времени деревья и кустарники стали занимать более 63 % площади залежи. Число видов деревьев увеличилась практически вдвое, а кустарников — в 1.5 раза и составило уже 23 вида (табл. 1). Появились новые для этой залежи виды деревьев: *Acer platanoides, Fraxinus excelsior* и *Padus racemosa,* а из кустарников — *Sambucus racemosa, Syringa vulgaris* и другие, которые произрастали смешанными или чистыми зарослями, группами или одиночно (рис. 3). Помимо деревьев и кустарников, проникших сюда из лесополос, по-прежнему присутствуют и типично степные кустарники — *Amygdalus nana* и *Chamaecytisus ruthenicus*, причем значительное участие принадлежит первому.

Следует отметить, что к 1972 г. произошли существенные изменения в травяном покрове этой залежи по сравнению с началом введения в 1912 г. режима абсолютного заповедания. Проективное покрытие злаками составляло к этому времени



Рис. 3. Распределение растительности на зарастающей залежи 1908 г.

1 — *Acer platanoides*, *2* — *A. tataricum*, *3* — *A. negundo*, *4* — *Fraxinus excelsior*, *5* — *Malus praecox*, *6* — *Pyrus communis*, *7* — *Prunus divaricata*, *8* — *Crataegus sanguinea*, *9* — *C. curvisepala*, *10* — *Sambucus nigra*, *11* — *S. racemosa*, *12* — *Lonicera tatarica*, *13* — *Rhamnus cathartica*, *14* — латки *Amygdalus nana*, *15* — *Amelanchier ovalis*, *16* — *Chamaesytisus ruthenicus*, *17* — *Rosa villosa*, *18* — *Ulmus laevis*, *19* — участки возобновления *Ligustrum vulgare*, *Prunus spinosa*, *Syringa vulgaris* (до 4—5 лет). Растительные сообщества с доминированием: *20* — *Vicia tenuifolia*, *21* — *Origanum vulgare*, *22* — *Stipa pennata*, *23* — *Bromus inermis*, *24* — *Achillea millefolium*, *25* — *Galium verum*, *26* — *Bunias orientalis*, *27* — *Festuca sulcata*, *28* — *Calamagrostis epigeios*, *29* — *Carduus acanthoides*, *30* — *Inula britanica*, *31* — границы сообществ.

16 %, а разнотравьем — 19 %. Из состава растительных сообществ исчезли в основном сорные виды (одно-, двулетники), например *Arabis glabra, Artemisia scoparia, Bartsia alpina, Carduus hamulosus, Crambe tatarica, Dracocephalum thymiflorum* и др. Напротив, за время действия режима абсолютного заповедания появилось 38 видов, например *Elytrigia intermedia, Melica altissima, M. transsilvanica, Phleum phleoides, Stipa pennata, Trifolium fragiferum, Vicia tenuifolia, Agrimonia eupatoria, Artemisia pontica, Atriplex patula, Bunias orientalis, Bupleurum falcatum* и др.

К этому времени увеличилась пестрота травяного покрова, в котором можно выделить несколько растительных сообществ (рис. 3). Наибольшее распространение имели следующие сообщества.

Кострово-свербиговое (Bunias orientalis+Bromopsis inermis) сообщество. Общее проективное покрытие травостоем достигало здесь 80 %. Видовая насыщенность составляла 6 видов на 1м^2 и 18 на 100 м^2, а надземная масса 30 ц/га, причем 60 % ее формировал *Bunias orientalis,* 29 — злаки и 11 % — разнотравье. Толщина подстилки варьировала от 3 до 8 см.

Разнотравно-ковыльное (Stipa pennata + Vicia tenuifolia + Campanula glomerata) сообщество. И хотя здесь доминировал плотнодерновинный ковыль *Stipa pennata,* существенная роль в формировании надземной массы принадлежала *Vicia tenuifolia* и другим представителям разнотравья. Общее проективное покрытие составляло 85 %, видовая насыщенность была заметно выше, чем в кострово-свербиговом сообществе, — 14 видов на 1 м^2 и 37 на 100 м^2. Величина надземной массы была достаточно высока — 43 ц/га, из них более половины формировала *Stipa pennata,* 21 — *Vicia tenuifolia* и 28 % — разнотравье. Минимальная толщина подстилки составляла 1, а максимальная — 9 см.

Подмаренниково-душицевое (Origanum vulgare + Galium verum) сообщество, где доминировали *Galium verum* и *Origanum vulgare*. Общее проективное покрытие составляло 94 %. Количество видов на 1 м^2 — 13, на 100 м^2 — 35. Величина надземной массы была чуть ниже, чем в разнотравно-ковыльном сообществе, и составляла 38 ц/га, а ее основу составляли *Origanum vulgare* (43 %), *Galium verum* (24 %) и остальное разнотравье — 33 %.

Всего к 1972 г. на этих 3 пробных площадях (300 м^2) выявлено 57 видов, из них степных — 15, лугово-степных — 11, степно-луговых — 7, луговых — 14, лугово-лесных — 1, лесо-луговых — 1, сорных — 8 видов.

Наблюдения, проведенные в 2001 г., показали, что в результате режима абсолютного заповедания в течение почти 90 лет произошло зарастание степной залежи деревьями и кустарниками. Составленная нами картосхема на площадь размером 0.5 га, м. 1 : 500 (рис. 4), не только позволяет получить представление о характере распределения древесных и кустарниковых видов по площади, но и служит документальной основой дальнейших этапов мониторинговых наблюдений за динамикой растительности этого экспериментального участка.

В настоящее время на ней отмечено 8 видов деревьев и 7 кустарников (табл. 1), сомкнутость крон составляет 1.0. Из общей численности древесных и кустарниковых видов на долю первых приходится 75 %, а на долю вторых — 25 %. Кроме того, здесь были проведены морфометрические измерения основных характеристик древесных видов

Древесный ярус в настоящее время состоит из 3 пологов. Первый из них представлен *Fraxinus exselsior, Acer platanoides, A. negundo* и *Pyrus communis*. Их высота варьирует от 15 до 19 м. Проективное покрытие этих видов составляет 15 %, а надземная масса — 159 ц/га. Каждый из них входит также в состав второго и третьего пологов. Второй полог представлен преимущественно *Acer negundo* и в меньшей степени *A. tataricum*, причем первое место по численности, проективному покрытию и величине надземной массы (6 % от общей массы) занимает *A. negundo* (табл. 2). Клен татарский входит в основном в состав 3-го полога. Средняя высота клена татарского составляет 8 м, отдельные экземпляры достигают 12 м (табл. 2). На этом участке он имеет самую высокую численность — 60 % от общего числа древесных растений, проективное покрытие — 75 % и формирует максимальную фитомассу (921 ц/га). Из древесных видов, численность которых на участке срав-

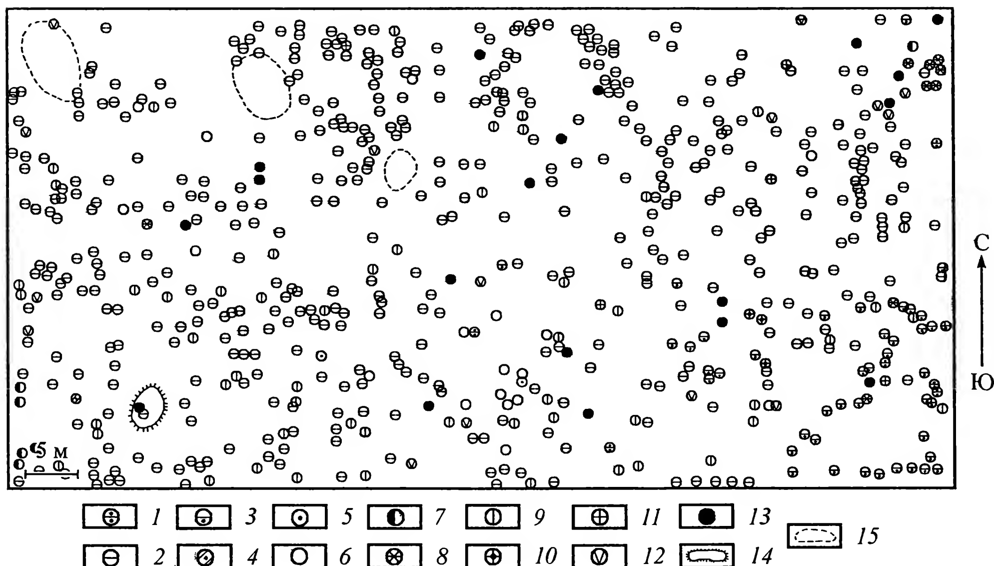


Рис. 4. План распределения деревьев и кустарников на зарастающей залежи 1908 г.

1 — *Acer platanoides*, *2* — *A. tataricum*, *3* — *A. negundo*, *4* — *Fraxinus excelsior*, *5* — *Malus praecox*, *6* — *Pyrus communis*, *7* — *Prunus divaricata*, *8* — *Crataegus sanguinea*, *9* — *C. curvisepala*, *10* — *Sambucus nigra*, *11* — *S. racemosa*, *12* — *Lonicera tatarica*, *13* — *Rhamnus cathartica*, *14* — латки *Amygdalus nana*, *15* — участки массового возобновления *Acer platanoides*, *Padus racemosa* и др. (до 4—5 лет).

нительно невелика (10 %), следует отметить *Acer platanoides, Fraxcinus excelsior, Malus praecox, Prunus divaricata, Pyrus communis.*

Общая надземная масса деревьев (без учета массы отпада) экспериментального участка составляет 1108 ц/га, а доля однолетних побегов — всего лишь около 4 %.

В кустарниковом ярусе по численности преобладает *Crataegus curvisepala* (12 %), второе место по этому показателю принадлежит *Sambucus racemosa*. Следует отметить наличие таких видов, как *Lonicera tatarica, Rhamnus cathartica* и др. Высота, диаметр и их варьирование представлены в табл. 3.

В настоящее время участие степного кустарника *Amygdalus nana* резко сократилось — отмечены только 2 куртины, которые имеют плохое жизненное состояние, что же касается *Chamaecytisus ruthenicus*, то он из состава растительности выпал полностью.

Проективное покрытие кустарникового яруса составляет 10.5 %, а общая надземная масса — 125 ц/га, из них доля однолетней — 8 %.

В настоящее время было выявлено достаточно хорошее развитее подроста *Acer tataricum, A. platanoides* и *Padus avium* (у последнего вида все особи относятся к подросту). Практически все молодые особи на участке имеют хорошее жизненное состояние, их высота варьирует от 2 до 5 м. Проективное покрытие составляет 2 %, а надземная масса — 7.8 ц/га (табл. 4).

Нами было выявлено наличие всходов и возобновления 15 видов деревьев и кустарников. Наиболее хорошее жизненное состояние и более их высокое обилие отмечено у *Acer platanoides* и *Sambucus racemosa*, особенно в «окнах», где солнечные лучи достигают поверхности почвы. Обнаружены также всходы и возобновление *Acer negundo, A. tataricum, Padus avium, Pyrus communis, Ulmus laevis, Quercus robur*. Достаточно хорошо представлено возобновление и кустарников — *Crataegus*

ТАБЛИЦА 2

Морфометрическая характеристика древесных видов (2001 г.)

Показатели	*Acer tataricum*	*Acer negundo*	*Acer platanoides*	*Fraxinus exselsior*	*Malus praecox*	*Pyrus communis*	*Prunus divaricata*
Численность, экз./га	1004	100	4	2	2	70	48
Высота (Н), м:							
минимальная / максимальная	3/12	5/15	6/16	19	9	7/17	6/9
Диаметр кроны (Д к), м:							
минимальный / максимальный	1.7/8.2	3.0/12.0	3.0/8.0	–	–	2.7/21.5	3.2/13.5
Диаметр ствола (Д с), см:							
минимальный / максимальный	6/26	6/29	8/31	–	–	9/42	6/20
Размеры, модельных экз.:							
Н, м	8	11	11	19	9	12	7
Д к, м	5	6	6	14	10	8	6
Д с, см	12	14	20	51	22	19	11
Наземная масса (абс. сух. вес):							
средней модели, кг	92	71	128	250	150	111	53
ц/га	921	71	5	5	3	78	25
в том числе однолетней массы, ц/га	25	3	0.1	0.1	0.1	5	2
Проективное покрытие, %	75	8	1	1	0.8	6	4

ТАБЛИЦА 3

Морфометрическая характеристика основных кустарниковых видов в 2001 г.

Показатели	*Crataegus curvisepala*	*Crataegus sanguinea*	*Lonicera tatarica*	*Rhamnus cathartica*	*Sambucus racemosa*
Численность, экз./га	202	28	28	30	154
Высота (Н), м:					
минимальная / максимальная	1.6/9.7	4.5/7.5	2.2/3.5	4.5/7.7	1.8/6.8
Диаметр кроны (Д к), м:					
минимальный / максимальный	0.6/10.4	2.2/7.3	2.2/3.5	4.5/7.7	1.8/6.8
Диаметр ствола (Д с), см:					
минимальный / максимальный	1/26	5/10	2/6	6/12	1/10
Размеры средней модели:					
Н, м	6.6	6.2	2.8	6.4	3.4
Д к, м	4.6	3.9	3.1	2.9	2.6
Д с, см	9	7	5	8	3
Наземная масса средней модели (абс. сух. вес):					
кг	44	38	20	37	5
ц/га	89	11	6	11	8
в том числе однолетней массы, ц/га	5	0.5	0.6	0.7	1.2
Проективное покрытие, %	2.2	0.1	0.1	0.2	7.9

ТАБЛИЦА 4

Морфометрическая характеристика подроста на зарастающей степной залежи

Показатели	*Acer tataricum*	*Acer platanoides*	*Fraxinus exselsior*	*Padus avium*	*Pyrus communis*
Численность, экз./га	178	18	6	6	4
Высота (Н), м:					
минимальная / максимальная	2.8 / 5.8	1.6 / 3.8	3.6 / 5.2	4.5 / 5.5	4.5 / 6.2
Диаметр кроны (Д к), м:					
минимальный / максимальный	1.5 / 8.0	0.5 / 1.7	1.2 / 1.5	1.5 / 2.0	1.5 / 2.1
Диаметр ствола (Д с), см:					
минимальный / максимальный	1 / 5	1 / 2	2 / 4	3 / 5	4 / 4
Размер средней модели:					
Н, м	4.8	2.5	4.4	5.1	5.3
Д к, м	3.0	1.0	1.4	1.7	1.8
Д с, см	4	1	3	4	4
Наземная масса (абс. сух. вес):					
средней модели, кг	25.8	6.0	18.0	5.0	23.0
ц/га	4.6	1.0	1.0	0.3	0.9
в том числе однолетней массы, ц/га	1.4	0.1	0.1	0.1	0.1
Проективное покрытие, %	1.6	0.1	0.1	0.1	0.1

curvisepala, Ligustrum vulgare, Lonicera tatarica, Rhamnus cathartica, Rosa villosa. Проективное покрытие этих видов составило 9 %. Высота всходов варьировала от 5 до 10 см, а возобновления — от 25 до 300 см.

Травяно-кустарничковый ярус выражен крайне слабо. Всего отмечен 21 вид, они относятся к 7 эколого-фитоценотическим группам: лесной (1), лесо-луговой (1), луговой (8), лугово-степной (2), лугово-лесной (1), степной (4), степно-луговой (3) и сорной (1). В целом на участке проективное покрытие травами не превышает 3 %, практически здесь сформировался мертвопокровный кленовый лес. Травянистая растительность встречается в основном в экотонной зоне на границе сформировавшегося молодого леса и косимой залежи. За последние 30 лет видовой состав трав снизился почти в 3 раза. Однако в 2001 г. было отмечено 3 вида, не произрастающие здесь ранее, — *Anthriscus sylvestris, Geum urbanum* — луговые, а *Glechoma hederacea* — лесной, их проективное покрытие составляет 1 %. Из злаков в настоящее время присутствуют *Poa angustifolia* и *Stipa pennata*, правда, их обилие совсем невелико (0.1 %). Среди степных видов можно упомянуть *Adonis wolgensis, Iris aphylla* и *Stachys recta*, их проективное покрытие также крайне мало (0.1 %). Остальные растения в экотонной зоне являются луговыми и степно-луговыми видами, их проективное покрытие не превышает 1.5 %. Выявлены 2 вида мхов — *Amblystegium serpens* и *Brachythecium salebrosum*, которые встречаются единично.

Необходимо отметить достаточно значительный отпад как древесных, так и кустарниковых видов. В первую очередь следует упомянуть *Acer tataricum*, у которого на 1 га было обнаружено 316 погибших экземпляров, у *Prunus divaricata* и *Pyrus communis* — по 26. Среди кустарников наибольшее количество отмерших экземпляров обнаружено у *Lonicera tatarica* (170 экз./га), далее — *Crataegus curvisepala* (66), *C. sanguinea* (6), *Rhamnus cathartica* (74), *Sambucus racemosa* (52). Отпад составил 30 % всей численности древесных и кустарниковых видов.

Общая надземная масса (живая) сформировавшегося кленового леса составляет 1241 ц/га, в том числе доля однолетней — менее 4 %. Следует отметить, что надземная масса этого кленового леса в 20 раз превышает фитомассу богаторазнотравно-ковыльных сообществ старозалежных степных участков Каменной степи (Казанцева, Бобровская, 1997).

Заключение

На основании собственных, архивных и литературных данных удалось проследить динамику растительности степной залежи 1908 г. — почти за 100 лет. В течение первых 5 лет на ее территории проводилось сенокошение и выпас, а с 1912 г. был введен режим абсолютного заповедания. В этих условиях происходили процессы демутации растительности. В течение первых лет наблюдалось постепенное зарастание залежи типично степными кустарниками, а деревья встречались единично. А когда возраст залежи достиг 39 лет, усилилась их инвазия. В это время происходило снижение обилия одних видов и увеличение других. В настоящее время — это лес в стадии формирования, который имеет хорошо выраженную ярусность, сомкнутость крон (1) и надземную массу, превышающую таковую степных залежных сообществ более, чем в 20 раз.

Всходы, возобновление и подрост деревьев и кустарников имеют хорошее жизненное состояние. В тоже время проективное покрытие травянистой растительности чрезвычайно мало, практически сформировался мертвопокровный лес. Зарастание залежи деревьями и кустарниками происходит при благоприятных климатических условиях. Количество осадков с начала прошлого века постепенно увеличивалось от 423 до 486 мм, а за последние 25 лет — значительно (510 мм). За последние десятилетия происходит подъем уровня грунтовых вод с 6—8 до 3—6 м в сравнении с 1950-ми годами. В этот же период наблюдается и активное развитие древесных и кустарниковых видов при режиме абсолютного заповедания.

За последние 100 лет изменений в характере почвенного покрова практически не произошло — почвы под лесной зарослью оказались близки к почвам косимых степных залежей (устное сообщение Н. П. Хитрово).

В изменении характера растительности степной залежи 1908 г., которая почти 90 лет находилась в режиме абсолютного заповедания, условно можно выделить 4 сукцессионные стадии.

В период с 1908 по 1927 г. происходит восстановление степной растительности. В это время доминантом был длиннокорневищный злак *Elytrigia repens*, а бурьянистый вид залежи придавали сорные виды *Cirsium arvense*, *Verbascum orientale* и др. В составе травостоя появились степные кустарники *Amygdalus nana*, *Chamaecytisus ruthenicus*, их проективное покрытие не превышало 1— 5 % . Всего в этот период отмечено 7 видов деревьев и кустарников, но их обилие было невелико. Первая стадия демутации растительности (при ежегодном сенокошении) длится обычно 1—5 лет, в условиях абсолютной заповедности — 19 лет.

В течение последующих 20 лет (1927—1947 гг.) в сложении растительного покрова происходит увеличение роли деревьев и кустарников, число которых возросло до 14 видов. Однако из них наибольшее проективное покрытие в это время имеет степной кустарник *Amygdalus nana* (18 %). Костровые, типчаковые, вейниковые группировки начинают вытеснять разнотравье. В травяном покрове доминирующую роль играет *Origanum vulgare* (50 %). Продолжительность этой стадии 20 лет.

На следующем этапе (с 1947 по 1972 г.) растительность представляет собой сочетание древесно-кустарниковых зарослей и травяной растительности. Отмечено 23 вида деревьев и кустарников (из них 9 — экзоты Каменной степи), которые занимают более 60 % всей площади участка. Самыми распространенными из них являются *Acer tataricum*, *Rhamnus cathartica* и *Crataegus curvisepala*. Среди кустарников по-прежнему преобладает степной вид *Amygdalus nana*, доля другого — *Chamaecytisus ruthenicus* — резко падает. Возрастает мозаичность травяного покрова и можно достаточно четко выделить несколько растительных сообществ. Продолжительность этой стадии 25 лет.

С 1972 г. начинается бурное зарастание степной залежи древесными и кустарниковыми видами, которое протекает при благоприятных климатических условиях. Сомкнутость крон древесного яруса достигает 1.0. Господствующее положение среди древесных видов теперь занимают *Acer tataricum* и *A. negundo*.

В кустарниковом ярусе наиболее хорошо представлены *Crataegus curvisepala* и *Sambucus nigra*. Типичный степной кустарник *Amygdalus nana* имеет теперь очень плохое жизненное состояние, его проективное покрытие менее 1 %, а вот *Chamaecythisus ruthenicus* полностью исчез из состава кустарникового яруса. Всходы и возобновление деревьев и кустарников имеют хорошее жизненное состояние. Видовой состав трав очень беден, на основной площади участка отмечено около 10 видов, а проективное покрытие трав низкое, менее 3 %. Продолжительность стадии интенсивного формирования древесно-кустарниковой растительности составляет около 30 лет.

За период наблюдений произошел значительный отпад древесных и кустарниковых видов (около 30 %).

Результаты наблюдений за динамикой растительности степной залежи в течение 100 лет позволили выявить стадии ее восстановления и зарастания древесно-кустарниковыми видами при отсутствии сенокошения и выпаса. Определена их продолжительность. Наиболее интенсивно зарастание древесно-кустарниковыми видами происходило последние 30 лет. За этот период сформировался кленовый лес. В его составе присутствуют виды деревьев, кустарников, которые произрастают в исскуственных лесных насаждениях Каменной степи. Некоторые из них широко представлены в байрачных лесах, произрастающих на деградированных и типичных черноземах в степной области (Исаченко, 1980).

Продолжение мониторинга за динамикой растительности позволит уточнить и расширить наши представления о взаимоотношении лесного и степного типа растительности.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аврорин Н. А. Растительность разновозрастных залежей Каменной степи // Тр. БИН АН СССР. Геоботаника.Т. 1. Сер. 3. Л., 1934. С. 187—95.

Алехин В. В. Центрально-Черноземные степи. Воронеж, 1934. 90 с.

Ахтырцев Б. П. Изменение почв и их плодородия при смене растительности в типичной и южной лесостепи Воронежской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Воронеж, 1955. 12 с.

Ахтырцев Б. П. Почвы и их изменение под влиянием лесных полос // Каменная степь, лесоаграрные ландшафты. Воронеж, 1992. С. 94—115.

Бобровская Н. И., Казанцева Т. И., Пащенко А. И., Тищенко В. В. Восстановление растительности луговых степей Центрально-Черноземной полосы (Каменная степь) // Аридные экосистемы. М., 2000. № 12. С. 150—159.

Василевич В. И. Статистические методы в геоботанике. Л., 1969. 232 с.

Владимиров К. Н. Залежная и степная растительность в Бобровском уезде // Тр. бюро по прикладной ботанике. СПб., 1914. Т. 7. С. 619—679.

Высоцкий Г. Н. К вопросу о причинах усыхания лесных насаждений на степных черноземах. Исследования в Мариупольском опытном лесничестве. СПб., 1912. 62с.

Ипатов В. С. Методы описания фитоценоза. СПб., 2000. 55 с.

Исаченко Т. И. О естественном расселении древесно-кустарниковых пород в Каменной степи // Бот. журн. 1950. Т. 35. № 2. С. 233—246.

Исаченко Т. И. Травяной покров в лесных посадках Каменной степи // Тр. Ботанического института им. В. Л. Комарова. Геоботаника. Серия III. Л., 1954. Вып. 9. С. 330—414.

Исаченко Т. И. Восточноевропейские широколиственные леса // Растительность европейской части СССР. Л., 1980.С. 166—178.

Казанцева Т. И., Бобровская Н. И. Фитомасса степных сообществ Воронежской области // Степи Евразии: сохранение природного разнообразия и мониторинг состояния экосистем. Оренбург, 1997. С. 69—70.

Казанцева Т. И., Бобровская Н. И., Пащенко А. И., Тищенко В. В. Трансформация степной растительности в зоне контакта с лесозащитными полосами // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 12. С. 87—96.

Казанцева Т. И., Бобровская Н. И., Пащенко А. И., Тищенко В. В. Сохранение и восстановление степных экосистем Каменной степи (Воронежская область) // Степи Северной Евразии. Оренбург, 2003. С. 249—252.

Каменная степь: лесоаграрные ландшафты. Изд-во Воронежского университета. 1992. 223 с.

Камышев Н. С. Динамика растительного покрова степной залежи в условиях Каменной степи // Тр. Воронеж. гос. ун-та. 1948. Т. XVI. Вып. 1.С. 40—41.

Камышев Н. С. Закономерности развития залежной растительности Каменной степи // Бот. журн. 1956. Т. 41. № 2. С. 43—63.

Камышев Н. С. Флора Каменной и Хреновской степей Воронежской области // Науч. зап. Воронежского отд. ВБО. 1971. С. 31—54.

Келлер К. А. Растительность Воронежской губернии. Воронеж, 1921. 250 с.

Келлер К. А. Степи Центрально-Черноземной области // Степи ЦЧО. Л.,1931. С. 3—50.

Ключников Ю. П. Таксационное описание // Приложение к «Описанию лесонасаждений Каменно-степного оазиса». Воронеж, 1940. С. 41—53.

Лавренко Е. М., Карамышева З. В., Никулина Р. И. Степи Евразии. Л., 1991. 144 с.

Лебедев А. В. Опыт статистической обработки результатов многолетнего наблюдения за режимом грунтовых вод // Вопросы изучения и прогноза режима подземных вод. М., 1964. С. 64—72.

Мальцев А. И. Фитосоциологические исследования в Каменной степи // Тр. бюро по прикладной ботанике и селекции. Л., 1922—1923. Т. 13. Вып. 2. С. 135—254.

Мильков Ф. Н. Основные черты природы и ландшафтных комплексов Каменной степи // Каменная степь: лесоаграрные ландшафты. Воронеж, 1992. С. 4—13.

Павловский Е. С. Лесные полосы Каменной степи. Воронеж, 1967. 383 с.

Пащенко А. И. К вопросу изучения динамики растительного покрова залежей Каменной степи // Природные ресурсы Воронежской области и их охрана. Воронеж, 1974. С. 88—89.

Пащенко А. И. Роль ботанических микрозаповедников в преобразованной степи // Каменная степь 100 лет спустя. Воронеж, 1992. С. 53—60.

Петров П. Г., Скачков Б. И. Особая экспедиция В. В. Докучаева и развитие агролесомелиоративных исследований в Каменной степи // Агролесомелиоративные исследования в Каменной степи. Воронеж, 1981. С. 4—10.

Сукачев В. Н., Зонн С. В. Методические указания к изучению типов леса. М., 1961. 143 с.

Танфильев Г. И. Ботанико-географические исследования в степной полосе // Тр. Особой экспедиции Лесного департамента, науч. отдел. СПб., 1898. Т. 2. Вып. 1. 285 с.

Физико-географическое районирование центральных черноземных областей. Воронеж, 1961. 88 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 990 с.

SUMMARY

The dynamics of steppe vegetation on a fallow abandoned since 1908 is studied in Kamennaya Steppe (the Central Chernozem Region). Since 1912, the area has been under the regime of absolute reservation. On the basis of original materials, archival and published data, general succession stages are considered in detail. The changes of species composition, number, projective cover, productivity are analyzed. At present, a forest has developed on the area under study.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9 : 582.683.2

© Е. А. Чубарь

CAKILE EDENTULA (*BRASSICACEAE*) — НОВЫЕ РОД И ВИД ДЛЯ ФЛОРЫ ВОСТОЧНОЙ АЗИИ

E. A. CHUBAR. *CAKILE EDENTULA* (*BRASSICACEAE*), A NEW GENUS AND SPECIES FOR THE EASTERN ASIAN FLORA

Дальневосточный морской биосферный государственный природный заповедник ДВО РАН
690041 Владивосток, ул. Пальчевского, 17
Факс (4232) 31-09-15
E-mail: marreserve@mail.ru
Поступила 24.07.2007

В Приморском крае на о-ве Фуругельма в заливе Петра Великого обнаружен вид *Cakile edentula*. Дано описание морфологических признаков, обсуждаются таксономия и характер распространения нового для Восточной Азии рода и вида растений.

Ключевые слова: флористические находки, *Cakile edentula*, Восточная Азия.

Естественные ареалы видов рода *Cakile* Mill. — морская горчица — удалены от Приморья на тысячи километров, и до сих пор его представители не регистрировались во флорах российского Дальнего Востока и в целом в пределах всей Восточной Азии.

22 сентября 2006 г. в бухте Западной о-ва Фуругельма (залив Петра Великого Японского моря) автором было найдено несколько экземпляров цельнолистных растений морской горчицы. Растения росли компактной группой в средней части песчаного пляжа, несколько выше зоны заплеска, содержали зрелые и зеленые плоды, а также незначительное количество цветков на верхушках соцветий. Сравнение их с материалами Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE) и Главного ботанического сада им. Н. В. Цицина (ГБС) РАН (МНА) позволило идентифицировать найденные растения как *Cakile edentula* (Bigel.) Hook.

Ниже приводится описание нового для Восточной Азии рода и вида.

Растение травянистое, однолетнее, мясистое, голое. Стебель 20—35 см выс., от основания ветвистый, с антоциановым окрашиванием. Нижние боковые ветви полегающие, при плодах равные по размеру главному стеблю. Листья 1.5—4.5 см дл., очередные, цельные, толстоватые, в очертании обратно-ланцетные, на верхушке округлые или притупленные, к основанию суживающиеся в черешок, по краю волнисто- или выемчато-зубчатые. Цветки в щитковидно-метельчатых удлиняющихся при плодах соцветиях до 15 см дл.; лепестки бледно-пурпурные, 2.5—3.5 мм дл., 1.5—2.5 мм шир., широко-обратнояйцевидные, иногда отсутствуют; чашелистики продолговатые, на верхушке тупые, в основании мешковидные, 3.5—4—5 мм дл. Плоды невскрывающиеся, 2-членные, губчатые по консистенции стручочки 12—17 мм дл., на коротких крепких плодоножках 1—3 мм дл., верхний членик при созревании опадает, нижний сохраняется. Членики однокамерные и односемянные, иногда нижний членик недоразвитый, бессемянный. Верхний членик яйце-



Cakile edentula var. *edentula*.

а — отдельная ветвь, *б* — плоды (с одного и того же образца), *в* — части цветка. Масштабные линейки: *а* — 2 см, *б* — 8 мм, *в* — 4 мм.

видный или яйцевидно-эллиптический, 7—9 мм дл., 6—7 мм шир., уплощенный, ребристый, иногда со слабым перепончатым окрылением, к основанию суженный, при сочленении с нижним, как правило равный ему, на верхушке с коротким четко очерченным крепким носиком 1—1.5 мм дл. Нижний членик продолговатый, 5—7 мм дл., 4—5 мм шир., без боковых придатков. Семя слегка согнутое, 2.5—3.5 мм дл., оливково-бурое (см. рисунок).

Найденные растения наибольшее сходство проявляют с растениями из Соединенных Штатов Америки, хранящимися в Гербарии ГБС РАН (Этикетка: «*Cakile edentula* (Bigel.) Hook. США. Штат Вашингтон. Каунти Грейс Харбор, окрестности Оушен Шорес. Песчаные дюны на берегу Тихого океана. 17 IX 1979. № 168. И. Красноборов, И. О. Байтулин, В. И. Некрасов»).

По совокупности признаков наши образцы в основном соответствуют диагнозу *C. edentula* var. *edentula* в понимании монографа рода Джеймса Родмана. Однако у них отсутствуют мелкие зубчики на поверхности нижнего сегмента плода, характерные для subsp. *edentula* (Rodman, 1974). В то же время от другого подвида, subsp. *harperi* (Small) Rodman, не имеющего таких зубчиков, их отличает 4-, а не 8-реберный верхний членик плода. По всем признакам они хорошо согласуются с описанием *C. californica* Heller (Heller, 1907), отличаясь лишь меньшими размерами лепестков. Последний вид давно рассматривают в качестве синонима *C. edentula* var. *edentula*. Мелколепестные и даже безлепесные формы нередки в составе *C. edentula* (Schulz, 1923).

Существуют различные точки зрения на объем и таксономический статус многочисленных мелких видов и форм цельнолистных морских горчиц (Schulz, 1936; Победимова, 1953, 1959, 1963, 1964; Ball, 1964; Rodman, 1974; Rollins, 1993, и др.). Легкая скрещиваемость в зонах контакта внутривидовых форм, наличие межвидовых гибридов, высокая вариабельность и перекрывание признаков, отсутствие четко очерченных ареалов, активный разнос семян морскими течениями затушевывают историю происхождения и становления представителей секции *Integrifolia* Pobed.

На настоящий момент убедительно доказано, что естественные ареалы американских разновидностей *C. edentula* subsp. *edentula* расположены на Атлантическом побережье Северной Америки (Barbour, Rodman, 1970). Так, var. *edentula* распространена от о-ва Гренландия (юг) и п-ова Лабрадор (побережье провинции Ньюфаундленд и Лабрадор) до штата Северная Каролина, а var. *lacustris* Fern. — преимущественно на побережье Великих озер и спорадически по берегам залива и реки Святого Лаврентия (Gleason, Cronquist, 1991; Rollins, 1993; Kartesz, Meacham, 1999). Первая из них давно натурализовалась на тихоокеанской стороне континента, от Калифорнии до Аляски, а в конце XIX в. проникла в Австралию (Rodman, 1974) . Поэтому можно предположить аналогичный занос морской горчицы в Приморье как пассатным течением с калифорнийского побережья, так и попутными морскими судами из любого возможного района ее обитания.

В бухте Западной о-ва Фуругельма практически ежегодно базируется экспедиционный отряд научного отдела заповедника, и пляж с небольшими группировками редких видов *Calystegia soldanella* (L.) Roem. et Schult., *Lilium cernuum* Kom., *L. lancifolium* Thunb. находится под постоянным наблюдением сотрудников. Поэтому можно уверенно говорить, что давность появления морской горчицы на острове не превышает 1—2 лет.

Благодарности

Автор признателен В. И. Дорофееву за консультации при определении гербарного материала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Победимова Е. Г. К познанию рода *Cakile* Mill. // Бот. матер. Гербария БИН АН СССР. 1953. Т. 15. С. 62—77.

Победимова Е. Г. Критические заметки по некоторым видам флоры СССР // Бот. матер. Гербария БИН АН СССР. 1959. Т. 19. С. 20—45.

Победимова Е. Г. Общий обзор рода *Cakile* Mill. // Бот. журн. 1963. Т. 48. № 12. С. 1762—1775.

Победимова Е. Г. Род *Cakile* Mill. // Новости систематики высших растений. 1964. Т. 1. С. 90—128.

Barbour M. G., Rodman J. E. Saga of the west coast sea-rockets: *Cakile edentula* ssp. *californica* and *C. maritima* // Rhodora. 1970. Vol. 72. N 791. P. 370—386.

Ball P. W. Cakile Miller // Flora Europaea. Cambridge, 1964. Vol. 1. P. 343.

Gleason H. A., Cronquist A. Manual of Vascular Plants of Northeastern United States and adjacent Canada. New York, 1991. 910 p.

Heller A. A. New western plants // Muhlenbergia. 1907. Vol. 3. C. 10—12.

Kartesz J.T., Meacham C. A. Synthesis of the North American Flora. Version 1.0. s. n. 10824. Chapel Hill, 1999.

Rodman J. E. Systematic and evolution of the genus *Cakile* (*Cruciferae*) // Contributions from the Gray herbarium. 1974. N 205. P. 3—146.

Rollins R. C. The *Cruciferae* of Continental North America. Stanford, 1993. 1132 p.

Schulz O. E. Cakile Mill. // A. Engler, K. Prantl. Das Pflanzenreich. Hf 84 (IV, 105). Leipzig, 1923. S. 18—28.

Schulz O. E. Cakile Mill. // Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1936. Bd 17. S. 368—370.

SUMMARY

A genus *Cakile* Mill., new to the Eastern Asian flora, represented by its species *C. edentula* (Bigel.) Hook., is recorded on the Furugelmii Island in Primorsky Territory (Russia, Peter the Great Bay, the Sea of Japan). Its morphological characteristics and distribution are given.

КОЛЛЕКЦИИ

УДК 582.29; 579

© Н. В. Малышева

ЛИШАЙНИКИ ГОРОДОВ РОССИИ В ГЕРБАРИИ БОТАНИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА им. В. Л. КОМАРОВА РАН (LE)

N. V. MALYSHEVA. LICHENS OF RUSSIAN CITIES IN THE HERBARIUM OF THE KOMAROV BOTANICAL INSTITUTE (LE)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 14.11.2007

Приведен аннотированный список образцов 150 видов лишайников, собранных в 58 городах России, хранящихся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE). Рассмотрен состав и особенности коллекции городских лишайников, собранных начиная с 1811 г.

Ключевые слова: коллекции, Гербарий Ботанического института РАН (LE), лишайники, города России.

Крупнейшая мировая коллекция лишайников Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (С.-Петербург) (LE) насчитывает в настоящее время 5691 вид. Особый интерес среди них представляют лишайники, собранные в городах. Они являются основой для изучения трансформации лихенофлоры в урбанизированных условиях, а также документальной базой для проведения биомониторинга.

Коллекция городских лишайников начала складываться еще в первой половине XIX в. (Малышева, 2000). Первые образцы, собранные в С.-Петербурге, датируются 1811 г. В ее сложении участвовали такие известные ботаники, как Г. Кастальский, Г. П. Бонгард, А. А. Еленкин, К. С. Мережковский, В. П. Савич. Ранее нами приводились данные о 500 гербарных образцах, собранных 61 коллектором на территории С.-Петербурга начиная с 1811 г. (Малышева, 2003). Эти сведения позволили дать более полную и объективную оценку современного состояния урбанофлоры и выявить закономерности динамики разнообразия городских лишайников Европейской России (Малышева, 1996, 2003; Malysheva, 2006).

Основная масса лишайников, примерно 780 образцов, собрана в 25 городах Европейской России. Наиболее представлены образцы городов Ленинградской обл. и С.-Петербурга (51 образец), Луги (62), Ломоносова (22) и др. Часть материала представлена эксикатами (Elenkin, 1901, 1904; Mereschkowsky, 1913; Savicz, 1964, 1968, 1973).

В данной работе приведен список образцов 150 видов, 3 подвидов, 16 разновидностей и 12 форм лишайников, собранных в 58 городах России, хранящихся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE) (С.-Петербург). Для С.-Петербурга указаны лишь образцы не рассматривавшиеся нами ранее (Малышева, 2003). Для удобства роды и виды расположены по алфавиту. Номенклатура дана согласно R. Santesson с соавт. (2004). В скобках указаны образцы, представленные эксикатами. В статье приведены современные названия городов. Города

расположены с учетом их размеров и численности населения (мегаполисы, крупнейшие, крупные, большие, средние, малые города). Они расположены в 27 регионах: Архангельская обл.: Архангельск, Котлас; Астраханская обл.: Астрахань; Владимирская обл.: Александров, Владимир, Киржач; Волгоградская обл.: Волгоград; Костромская обл.: Кострома; Курская обл.: Курск; Ленинградская обл.: Всеволожск, Выборг, Гатчина, Лодейное Поле, Луга, Любань, Приозерск, Санкт-Петербург (в том числе города-спутники, входящие в «Большой Петербург»: Зеленогорск, Ломоносов (бывш. Ораниенбаум), Сестрорецк), Сосновый Бор, Тихвин; Липецкая обл.: Елец; Московская обл.: Клин, Люберцы, Подольск, Сергиев Посад; Мурманская обл.: Кандалакша, Полярный (бывш. Александровск); Нижегородская обл.: Нижний Новгород; Новгородская обл.: Валдай, Пестово; Орловская обл.: Орел; Пензенская обл.: Пенза; Пермская обл.: Кунгур; Республика Башкортостан: Уфа; Республика Калмыкия: Элиста; Республика Карелия: Петрозаводск, Сортавала; Республика Северная Осетия — Алания: Владикавказ; Республика Татарстан: Буинск, Зеленодольск, Казань, Набережные Челны, Тетюши, Чистополь; Республика Чувашия: Чебоксары; Рязанская обл.: Рязань; Свердловская обл.: Екатеринбург; Тамбовская обл.: Мичуринск (бывш. Козлов), Тамбов; Тверская обл.: Вышний Волочек, Лихославль, Старица; Хабаровский край: Николаевск-на-Амуре; Ярославская обл.: Рыбинск.

Acarospora glaucocarpa (Ach.) Körb. — окр. г. Подольска (без года), А. А. Еленкин (2 конверта).

A. heppii (Nägeli ex Hepp) Nägeli — окр. г. Подольска, на известняках (без года), А.А. Еленкин (2 конверта).

A. impressula Th. Fr. — Пестово, левый берег р. Молога у города, на валуне на пастбище, 1995, О. А. Катаева.

A. fuscata (Schrad.) Th. Fr. — Екатеринбург, «Каменные палатки», на граните, 1997, А. Пауков. Кандалакша (окрестности): окр. Кандалакши, в 1 км к юго-востоку от устья р. Нива, отвесные скалы юж. экспозиции на берегу моря, на голом кам. субстрате, 2001, И. С. Жданов. Клин (без обозначения года), А. А. Еленкин. Лихославль (без года), А. А. Еленкин.

A. schleicheri (Ach.) A. Massal. — Элиста, балка близ ул. Улан-Туг, на почве, 2003, Н. Н. Очирова.

A. veronensis A. Massal. f. *areolata* H. Magn. — окр. г. Ельца, памятник природы ур. Пажень, песчаники на степном склоне, 2002, Е. Э. Мучник.

Amandinea punctata (Hoffm.) Coppins et Scheid. — Кострома (Elenkin A., Lich. fl. Ross., 1904, N 119 «b» (leg. Elenkin, 1903)). Луга, 1900, А. А. Еленкин.

Anaptychia ciliaris (L.) Körb. — Луга, оз. Омчино, 1954, В. П. Савич.

Arthonia radiata (Pers.) Ach. — Луга (Elenkin A., Lich. fl. Ross., 1904, № 144 «a» (leg. Elenkin, 1900)).

Aspicilia cinerea (L.) Körb. — Луга, 1900, А. А. Еленкин.

A. moenium (Vain.) G. Thor et Timdal — Элиста, балка близ ДСК, на бетоне, 01.05.2001, Н. Н. Очирова.

A. vagans Oxn. — Волгоград (Сарепта) (Elenkin A. Lich. fl. Ross., 1901, № 24 «f», (leg. Becker, 1864)).

Bacidina inundata (Fr.) Vězda — С.-Петербург, Каменный остров, наб. Большой Невки, на деревянных укреплениях, 20.05.1995, № L5132, Н. В. Малышева; там же, Каменный остров, наб. Средней Невки, напротив Елагина дворца, на деревянных

укреплениях, 24.05.1995, № L5130, она же. Луга (Elenkin A., Lich. fl. Ross., 1904, № 130 («ad ligna vetusta in locis humidis sylvarum in vicinis opp. Luga (distr. Petropolitani), 1900, leg. Elenkin»)).

Baeomyces rufus (Huds.) Rebent. — С.-Петербург (Savicz V. C., Lich. Ross., 1968, № 180 (Ушково—Рощино—Мухино, в сосняках, на почве, 1958, В. П. Савич).

Biatora helvola Körb. ex Hellb. — Казань, 1883, П. Н. Крылов.

Bryoria fuscescens (Gyeln.) Brodo et D. Hawksw. — Ломоносов, Верхний парк, Восточная аллея, на тополе, 11.07.1991, № L5036, Н. В. Малышева.

Calicium viride Pers. — Луга (Elenkin A., Lich. fl. Ross., 1904, № 149 (на коре березы)); там же, 1900, А. А. Еленкин.

Caloplaca cerina (Ehrh. ex Hedw.) Th. Fr. — Казань, 1883, П. Н. Крылов. Луга (Elenkin A., Lich. Fl. Ross., 1904, № 82 «a» (сборы 1900 г.)).

C. holocarpa (Hoffm. ex Ach.) A. E. Wade — С.-Петербург, Волковское кладбище, у выхода на Волковский пр., около д. 16, на тополе, 30.09.1994, 1994, № L5087, Н. В. Малышева; там же, Южное кладбище, на деревянной скамье, 12.11.1994, № L5078, она же. Казань (Mereschkowsky C., Lich. Ross. exs., 1913, № 44). Кострома (Elenkin A., Lich. fl. Ross., 1904, № 81 «c» («Kostroma») (сборы 1903 г.)). Луга (Elenkin A., Lich. fl. Ross., 1904, № 81 «a» («Luga») (сборы 1900 г.)); там же, 1900, А. А. Еленкин.

C. decipiens (Arnold) Blomb. et Forssell — Казань (Mereschkowsky C., Lich. Ross. exs., 1913, № 45). Элиста, ул. Улан-Туг, д. 7, 11.04.2002, Н. Н. Очирова; там же, парк Дружба, на бетоне, 20.05.2002, она же.

Candelaria concolor (Dicks.) Stein — Луга, 1900, А. А. Еленкин.

Candelariella aurella (Hoffm.) Zahlbr. — С.-Петербург, наб. Робеспьера, у д. 20, на цементном стыке, 27.05.1995, № L5123, Н. В. Малышева; там же, Синопская наб., у д. 76, у моста, каменные укрепления, на железобетонном стыке, 27.05.1995, № L5128, она же. Казань (Mereschkowsky C., Lich. Ross. exs., 1913, № 38).

C. vitellina (Hoffm.) Müll. Arg. — Казань, 1883, П. Н. Крылов; там же, 1910, К. С. Мережковский.

Cetraria ericetorum Opiz — окр. Луги, сосняк, 1934, К. А. Рассадина.

C. islandica (L.) Ach. — Выборг, 1857, Körnicke. Кунгур (Elenkin A., Lich. fl. Ross., 1904, № 107 «c» («distr. Kungursk) (gub. Perm), leg. Augustinocz, 1871)). Окр. Луги, 1933, К. А. Рассадина.

C. sepincola (Ehrh.) Ach. — С.-Петербург, Каменный остров, наб. Большой Невки, на липе, 24.05.1995, № L5135, Н. В. Малышева. Казань, 1883, П. Н. Крылов. Луга (Elenkin A., Lich. fl. Ross., 1904, № 109 («Luga», 1900, leg. Elenkin)).

C. aculeata (Schreb.) Fr. — Сестрорецк, 1903, А. А. Еленкин.

Cetrelia olivetorum (Nyl.) W. L. Culb. et C. F. Culb. — Казань,1883, П. Н. Крылов; там же, 1909, К. С. Мережковский. Луга, 1900, А. А. Еленкин.

Chaenotheca chrysocephala (Turner ex Ach.) Th. Fr. — Ломоносов, Верхний парк, Ореховая аллея, на старой ели, 11.07.1991, № L5057, Н. В. Малышева. Петрозаводск, 1866, Nylander; там же, 18.., А. Гюнтер (Günter).

C. ferruginea (L.) Tibell — С.-Петербург, Северное кладбище, Хвойный участок № 3, на ели, 15.12.1994, № L5106, Н. В. Малышева.

C. furfuracea (L.) Tibell — Ломоносов, парк, открытый склон, (1907?), Л. Г. Раменский, В. П. Савич.

Cladonia arbuscula (Wallr.) Flot. subsp. *arbuscula* — Сестрорецк (Elenkin A., Lich. fl. Ross., 1904, N 95 «a» («Sestrorezk») (сборы 1903 г.)). Казань, 1883, П. Н. Крылов; там же, 1909, И. А. Вереитинов; там же (Mereschkowsky C., Lich. Ross. exs., 1913, № 61).

C. arbuscula (Wallr.) Flot. subsp. *mitis* (Sandst.) Ruoss. — Ломоносов, 1899, А. А. Еленкин. Казань, за пороховым заводом, 1882, С. И. Коржинский. Чебоксары, 1884, С. И. Коржинский. Тетюши, 1884, С. И. Коржинский.

C. botrytes (K.G. Hagen) Willd. — Луга (Elenkin A., Lich. fl. Ross., 1904, № 98 «a» («Luga») (сборы 1900 г., на почве)); окр. Луги, 1900, А. А. Еленкин.

C. cenotea (Ach.) Schaer. — Казань, 1883, П. Н. Крылов; там же, 1944, К. А. Рассадина (3 образца). Луга (Elenkin A., Lich. fl. Ross., 1904, № 183 («ad ligna putrida in pinetis prope opp. Luga distr. Petropolitani, leg. Elenkin, 1900»)); там же, 1900, А. А. Еленкин.

C. cervicornis (Ach.) Flot. subsp. *verticillata* (Hoffm.) Ahti — Казань, 1883, П. Н. Крылов; там же (Mereschkowsky C., Lich. Ross. exs., 1913, № 67 (сборы 1910 г.)).

C. coniocraea (Flörke) Spreng. — Ломоносов, Верхний парк, у Красного пруда, на старой ольхе, 11.07.1991, № L5062, Н. В. Малышева; там же, Липовая аллея, по стволу липы до 3 м, 11.07.1991, № L5047, Н. В. Малышева. С.-Петербург, Шуваловское кладбище, Пушкинская дорожка, участок № 8, на березе, 26.11.1994, № L5094, Н. В. Малышева.

C. cornuta (L.) Hoffm. — Казань, 1883, П. Н. Крылов; там же, 1910, И. А. Вереитинов.

C. digitata (L.) Hoffm. — Ломоносов, Верхний парк, Сойкинская аллея, на старой сосне, 11.07.1991, № L5113, Н. В. Малышева. Луга, 1900, А. А. Еленкин.

C. fimbriata (L.) Fr. — С.-Петербург, Каменный остров, наб. Большой Невки, на деревянных укреплениях, 24.05.1995, № L5131, Н. В. Малышева. Ломоносов, Верхний парк, у Красного пруда, на старой ольхе, 11.07.1991, № L5061, Н. В. Малышева; там же, Восточная аллея, у въездных ворот Петерштадта, на липе, 11.07.1991, № L5041, Н. В. Малышева. Казань, 1883, П. Н. Крылов (4 образца); там же, 1910, И. А. Вереитинов. Луга, 1900, А. А. Еленкин. Буинск, 1884, С. И. Коржинский.

C. gracilis (L.) Willd. subsp. *gacilis* — С.-Петербург, Каменный остров, наб. Большой Невки, у основания ствола липы, 24.05.1995, № L5134, Н. В. Малышева.

C. gracilis (L.) Willd. var. *dilacerata* Flörke — Буинск, 1884, С. И. Коржинский (3 конверта).

C. gracilis (L.) Willd. var. *dilatata* (Hoffm.) Vain. — Казань,1883, П. Н. Крылов (3 конверта). Чебоксары, 1884, С. И. Коржинский, вместе с *C. arbuscula*. Луга (Elenkin A., Lich. fl. Ross., 1904, № 96 «a» («Luga») (сборы 1900 г.)); Луга, 1900, А. А. Еленкин. Буинск, 1884, С. И. Коржинский.

C. macilenta Hoffm. — Ломоносов, Верхний парк, у Красного пруда, на ольхе, 11.07.1991, № L5060, Н. В. Малышева.

C. phyllophora Hoffm. f. *euphorea* (Ach.) Flörke — Луга, 1900, А. А. Еленкин.

C. rangiferina (L.) Weber ex F. H. Wigg. f. *rangiferina* — Сестрорецк (Elenkin A., Lich. fl. Ross., 1904, N 94 «a» («Sestrorezk») (сборы 1903 г.)). Казань, 1882, С. И. Коржинский; там же, 1883, П. Н. Крылов; там же (Mereschkowsky C., Lich. Ross. exs., 1913, № 66 (сборы 1909 г.)). Тихвин, близ дороги, сухой сосняк, 1922, Федченко, В. П. Савич, А. И. Толмачев. Лодейное Поле, сосновый лес по р. Оять, 1925, Красноруцкая. Буинск, 1884, С. И. Коржинский.

C. rangiferina (L.) Weber ex F.H. Wigg. f. *setigera* Oxner — Набережные Челны («с. Бережные Челны, в сосновом бору на песчаной почве правого (так! — Н. М.) берега Камы», 29.05.1886, С. И. Коржинский). Чистополь (Между Урахчей и Чистополем, сосновый бор, 4.08.1884, С. И. Коржинский).

C. stellaris (Opiz) Pouzar et Vězda — Казань (Mereschkowsky C., Lich. Ross. exs., 1913, № 65 (сборы 1910 г.)). Всеволожск , 1905, И. А. Вереитинов.

Cladonia subulata (L.) Weber ex F. H. Wigg. — Казань, 1883, П. Н. Крылов. Буинск, 1884, С. И. Коржинский.

C. uncialis (L.) Weber ex F.H. Wigg. — Казань, 1883, П. Н. Крылов.

Cliostomum griffithii (Sm.) Coppins — Луга (Elenkin A., Lich. fl. Ross., 1904, № 140 («ad corticem Abietis in sylvis non procul opp. Luga, 1900, leg. Elenkin»)).

Cyphelium inquinans (Sm.) Trevis — Луга (Elenkin A., Lich. fl. Ross., 1904, № 147 (leg. Elenkin, 1900)).

Diploschistes muscorum (Scop.) R. Sant. var. *terrestris* Pers. — Астрахань (Elenkin A., Lich. fl. Ross., 1901, N 44 «b» (leg. Becker, 1866)).

Endocarpon adscendens (Anzi) Müll. Arg. — Элиста, ул. Улан-Туг, д. 7, 11.04.2002, Н. Н. Очирова.

Evernia divaricata (L.) Ach. — окр. Валдая, Монастырский остров, в лесу на елях, 1936, В. П. Савич.

E. prunastri (L.) Ach. f. *prunastri* — С.-Петербург, Лисий Нос, парк Дубки, берег залива, на старом дубе, 01.07.1991, № L5103, Н. В. Малышева. Ломоносов, Верхний парк, у Красного пруда, 11.07.1991, № L5058, она же; там же, Восточная аллея, на тополе, 11.07.1991, № L5039, она же; С.-Петербург, Южное кладбище, на липе, 12.11.1994, № L5074, Н. В. Малышева. Луга, 1900, А. А. Еленкин (3 конверта); там же, 1903, он же (2 конверта); окр. г. Луга, березы в лесу по берегу оз. Омчино, 1954, В. П. Савич.

E. prunastri (L.) Ach. f. *retusa* Ach. — Казань, кладбище, 1909, К. С. Мережковский.

Flavoparmelia caperata (L.) Hale — Казань, 1883, С. И. Коржинский; там же, 1883, П. Н. Крылов; там же (Mereschkowsky C., Lich. Ross. exs., 1913, № 59); там же, 1913, К. С. Мережковский.

Graphis scripta (L.) Ach. var. *scripta* — Кострома (Elenkin A., Lich. fl. Ross., 1904, № 143 «b» (leg. Elenkin, 1903)).

G. scripta (L.) Ach. var. *pulverulenta* (Pers.) Ach. — Казань, 1909, К. С. Мережковский; там же (Mereschkowsky C., Lich. Ross. exs., 1913, № 73).

G. scripta (L.) Ach. var. *serpentina* Nyl. f. *stellata* Arnold — Казань, 1909, К. С. Мережковский; там же, 1942, Л. И. Савич-Любицкая.

Gyalecta diluta (Pers.) Blomb. et Forsell — С.-Петербург, пос. Комарово, памятник природы «Комаровский берег», ельник сфагновый с березой и черной ольхой у шоссе, на мхах на корнях черной ольхи, 2002, О. А. Катаева.

Hafellia disciformis (Fr.) Marbach et H. Mayrhofer — Владикавказ (Elenkin A., Lich. fl. Ross., 1904, № 93 «b» (сборы 1899 г.)). Луга (Elenkin A., Lich. fl. Ross., 1904, № 93 «a» («Luga») (сборы 1900 г.)); там же, 1900, А. А. Еленкин.

Hypocenomyce scalaris (Ach.) M. Choisy — Ломоносов, Верхний парк, Восточная аллея, на сосне, 11.07.1991, № L5043, Н. В. Малышева. С.-Петербург, Пороховское кладбище, Главная аллея, в центре, на клене, № 5089, Н. В. Малышева. Луга (Elenkin A., Lich. fl. Ross., 1904, № 193 («ad lignum vetustum prope opp. Luga, 1900, leg. Elenkin»)).

Hypogymnia physodes (L.) Nyl. f. *physodes* — Ломоносов, Верхний парк, Ореховая аллея, дубок на поляне, 11.07.1991, № L5054, Н. В. Малышева; там же, Восточная аллея, на сосне, 11.07.1991, № L5044, она же; С.-Петербург, Пороховское кладбище, Главная аллея, за конторой, на липе, 17.12.1994, № L5090, Н. В. Малышева; там же, Шуваловское кладбище, Пушкинская дорожка, участок № 8, 29.11.1994, № L5096, она же; там же, Тихвинское кладбище, пересечение Южной и 1-й Поперечной дорожек, на липе, 24.11.1994, № L5115, она же; там же, Волковское кладбище, Яковлевская аллея, на липе, 30.09.1994, № L5084, она же; там же, Смолен-

ская набережная, у Смольного института, на липе, 27.05.1995, № L5102, Н. В. Малышева. Казань, 1883, П. Н. Крылов; там же, 1910, И. А. Вереитинов. Луга, 1900, А. А. Еленкин.

Hypogymnia physodes (L.) Nyl. f. *labrosa* (Ach.) W. R. Watson — Казань, 1910, К. С. Мережковский. Котлас (Elenkin A., Lich. fl. Ross. 1901, № 7 (leg. W. P. Amalizky, 1898)).

H. physodes (L.) Nyl. f. *platyphylla* (Ach.) Rassad. — Казань, 1909, К. С. Мережковский.

H. tubulosa (Schaer) Hav. — Сортавала, 1944, V. Räsänen.

Lecania cyrtella (Ach.) Th. Fr. — Казань, Немецкая Швейцария, 08.09.1883, П. Н. Крылов.

L. dubitans (Nyl.) A. L. Sm. — Казань, 1883, П. Н. Крылов. Луга (Elenkin A., Lich. fl. Ross., 1904, № 18 «a» (bis) (leg. Elenkin, 1900)).

L. fuscella (Schaer.) A. Massal. — Казань, 1883, П. Н. Крылов.

L. koerberiana J. Lahm. — Курск, Перепелкинский лес, 1904, Б. Ф. Кашменский. Волгоград, (Сарепта), 1903, Б. Келлер.

L. prasinoides Elenk. var. *prasinoides* — Казань, пойма реки Казанки, за ОП Новаторов, на тополе серебристом, 30.03.2003, А. С. Евстигнеева.

L. prasinoides Elenk. var. *suaveolens* Elenk. — Люберцы, 1903, А. А. Еленкин.

L. rabenhorstii (Hepp) Arnold — Казань, некрополь, кирпичная ограда, 1909, К. С. Мережковский.

Lecanora albella (Pers.) Ach. — окр. Казани, 1883, П. Н. Крылов; Казань, 1910, И. А. Вереитинов. Луга, на *Alnus*, 1900, А. А. Еленкин.

L. allophana Nyl. — Ломоносов, Верхний парк, у Катальной горки, у пруда, на грецком орехе, 11.07.1991, № L5064, Н. В. Малышева. С.-Петербург, комплексный памятник природы «Стрельнинский берег», на поваленном стволе черемухи, 26.10.2004, О. А. Катаева. Казань, 1909, И. А. Вереитинов; там же, 1910, он же. Луга (Elenkin A., Lich. fl. Ross., № 74 «a» (leg. Elenkin, 1900)).

L. argentata (Ach.) Malme — С.-Петербург, Среднеохтинский пр., у д. 4, в сквере, на тополе, 11.08.1995, № L5125, Н. В. Малышева. Ломоносов, Верхний парк, Западная аллея, на дубе, 11.07.1991, № L5033, Н. В. Малышева.

L. cadubriae (A. Massal.) Hedl. — Луга (Elenkin A., Lich. fl. Ross., 1904, № 138); там же, кора сосны, 1900, А. А. Еленкин.

L. carpinea (L.) Vain. — С.-Петербург, Каменный остров, наб. Большой Невки, на липе, 24.05.1995, № L5133, Н. В. Малышева; там же, комплексный памятник природы «Стрельнинский берег», на ольхе серой, 24.06.2004, О. А. Катаева. Ломоносов, Верхний парк, Западная аллея, на дубе, 11.07.1991, № L5032, Н. В. Малышева; там же, 1899, А. А. Еленкин. Казань, Русская Швейцария, овраги в лесу, 07.10.1883, П. Н. Крылов. Орел, 1903, А. А. Еленкин. Нижний Новгород, 1903, А. А. Еленкин. Луга, на ольхе, рябине, 1900, А. А. Еленкин. Гатчина, 04.10.1909, № L1434, А. А. Еленкин (?). Подольск, 1903, А. А. Еленкин. Любань, 1899, А. А. Еленкин. Киржач, «на коре ольхи в лесу семинарии», 10.10.1916, Н. И. Кузнецов. Мичуринск, 1903, А. А. Еленкин.

L. cateilea (Ach.) A. Massal. — Казань, 1883, П. Н. Крылов.

L. chlarotera Nyl. — окр. Курска, Харьковский и Перепелкинский леса, 1904—1905, Б. Ф. Кашменский.

L. crenulata Hook — С.-Петербург, наб. Робеспьера, у д. 20, на цементном стыке, 27.05.1995, № L5127, Н. В. Малышева.

L. dispersa (Pers.) Sommerf. — Элиста, ул. Улан-Туг, д. 7, 11.04.2002, Н. Н. Очирова.

Lecanora hagenii (Ach.) Ach. f. *hagenii* — С.-Петербург, Чесменское кладбище, у входа слева, на тополе, 18.01.1995, № L5080, Н. В. Малышева; там же, слева в центре, на вязе, 18.01.1995, № L5081, она же; там же, Громовское кладбище, у входа, на липе, 19.01.1995, № L5120, она же; Лазаревское кладбище, угол Ломоносовской и Россиевской дорожек, на клене, 24.11.1994, № L5118, она же; Новодевичье кладбище, на клене, 05.11.1994, № L5092, она же; Смоленское армянское кладбище, в конце, слева, на клене, 15.12.1994, № L5107, она же; Тихвинское кладбище, угол Южной и 1-й Поперечной дорожек, на липе, 24.11.1994, № L5116, она же; Волковское кладбище, у выхода на Волковский пр. к д. 16, на тополе, 30.09.1994, № L5086, она же; Волковское лютеранское кладбище, Каменная дорожка, на клене, 15.01.1995, № L5099, она же; там же, пр. Гагарина, у д. 19, на тополе, 21.04.1995, № L5121, Н. В. Малышева; там же, комплексный памятник природы «Стрельнинский берег», на ветке ивы, 17.09.2004, Л. Е. Курбатова.

L. hagenii (Ach.) Ach. f. *crenulata* Sommerf. — Казань, 1909, К. С. Мережковский; там же (Mereschkowsky C. Lich. Ross. exs., 1913, № 29, на заборах).

L. intumescens (Rebent.) Rabenh. — Луга, 1900, А. А. Еленкин (в пакете с *Lecanora pulicaris*).

L. leptyrodes (Nyl.) Degel. — Кострома, 1903, А. А. Еленкин. Орел, 1903, А. А. Еленкин. Александров, 1903, А. А. Еленкин.

L. muralis (Schreb.) Rabenh. — Элиста, ул. Улан-Туг, д. 7, 11.04.2002, Н. Н. Очирова.

L. phaeostigma (Körb.) Almb. — Луга (Elenkin A., Lich. fl. Ross., 1904, № 139 («ad corticem Pini unacum *Biatora cadubriae* in sylvis prope opp. Luga (distr. Petropolitani), leg. Elenkin, 1900»)).

L. piniperda Körb. — Казань, 1883, П. Н. Крылов; там же (Mereschkowsky C., Lich. Ross. exs., 1913, № 33, на старом заборе).

L. populicola (DC.) Duby — Казань, 1883, П. Н. Крылов; там же, 1910, К. С. Мережковский.

L. pulicaris (Pers.) Ach. — С.-Петербург, Ушково, на коре березы (Savicz V. P. Lich. Rossica, Decas XXII (1973), № 214) (сборы 1966 г.). Казань, 1883, П. Н. Крылов; там же, 1910, К. С. Мережковский, И. А. Вереитинов. Кострома, 1903, А. А. Еленкин. Лихославль, 1903, А. А. Еленкин. Луга, 1900, А. А. Еленкин.

L. saligna (Schrad.) Zahlbr. — Луга (Elenkin A., Lich. fl. Ross., 1904, № 114 «a» («Luga, на заборах, 1900, leg. Elenkin»)). Окр. Нижнего Новгорода (Elenkin A., Lich. fl. Ross., 1904, № 114 «b» («opp. Nishnij-Novgorod, 1903, leg. Elenkin»)). Элиста, ул. Улан-Туг, д. 7, 11.04.2002, Н. Н. Очирова.

L. sambuci (Pers.) Nyl. — Орел, 1903, А. А. Еленкин.

L. symmicta (Ach.) Ach. — С.-Петербург, Южное кладбище, на липе, 12.11.1994, № L5071, Н. В. Малышева; там же, 1994, № L5076, она же; там же, комплексный памятник природы «Стрельнинский берег», на ветке *Salix myrsinifolia*, 17.09.2004, Л. Е. Курбатова. Луга (Elenkin F., Lich. fl. Ross., 1901, № 42 (leg. Elenkin, 1900)); там же, 1900, А. А. Еленкин.

L. tristis Mereschk. — Казань, 1909, К. С. Мережковский; там же, 1910, он же; там же (Mereschkowsky C., Lich. Ross. exs., 1913, № 8, некрополь, на кирпичных стенах и ограде).

L. varia (Hoffm.) Ach. — Луга (Elenkin A., Lich. fl. Ross., 1904, № 164 «a» (leg. Elenkin, 1901)); там же, 1900, А. А. Еленкин; там же, 1903, он же. Приозерск, на заборе, 1959, Вэй.

Lecidella elaeochroma (Ach.) M. Choisy — Луга, 1900, А. А. Еленкин.

L. euphorea (Flörke) Hertel — Луга (Elenkin A., Lich. fl. Ross., 1904, № 135 «a»); там же, 1900, А. А. Еленкин.

Leptogium saturninum (Dicks.) Nyl. — Кострома (Elenkin A., Lich. fl. Ross., 1904, № 129 «c» (1903, leg. Elenkin)). Любань (Elenkin A., Lich. fl. Ross., 1904, № 129 «e» («in sylvis non procul st. Liuban (gub. Novgorod), 1899, leg. Elenkin»)).

Lichenomphalia hudsoniana (H. S. Jenn.) Redhead et al. — Полярный («Rossia arctica. Lapponia tulomensis, litus murmanicum in viciniis Stationis Biologicae prope Alexandrovsk in tundra saxosa ad terram turfosum inter muscos, 5.08.1927, V. P. Savicz»).

Lobaria pulmonaria (L.) Hoffm. — Рыбинск (Elenkin A., Lich. fl. Ross., 1904, № 29 «a» (bis) («ad ramos arborum a) prope opp. Rybinsk (gub. Jaroslavl), 1902, leg. Dmitriev»)).

Melanelia exasperata (De Not.) Essl. — Казань, 1883, П. Н. Крылов; там же, 1909, К. С. Мережковский; там же, 1909, И. А. Вереитинов. Луга (Elenkin A., Lich. fl. Ross., 1904, № 105 «a» («Luga»)).

M. exasperatula (Nyl.) Essl. — С.-Петербург, Южное кладбище, на липе, 12.11.1994, № L5073, Н. В. Малышева; там же, на березе, 12.11.1994, № L5079, она же. Ломоносов, Верхний парк, Ореховая аллея, дубок на поляне, 11.07.1991, № L5053, Н. В. Малышева; там же, Рябиновая аллея, на дубе, 11.07.1991, № L5049, она же. Приозерск, на стволе, 1960, Вэй.

M. olivacea (L.) Essl. — Люберцы (Elenkin A., Lich. fl. Ross., 1904, № 104 «c» («Liuberzy»)). Казань, 1883, П. Н. Крылов. Луга, 1900, А. А. Еленкин; там же, имение Кудрявцевых на Обле, на *Crataegus*, 1925, С. С. Ганешин.

M. septentrionalis (Lynge) Essl. — Казань, 1883, П. Н. Крылов. Луга, имение Кудрявцевых на Обле, на *Crataegus*, 1925, С. С. Ганешин (в пакете с *M. olivacea*).

M. subargentifera (Nyl.) Essl. — Ломоносов, Верхний парк, Западная аллея, на дубе, 11.07.1991, № L5031, Н. В. Малышева. Окр. Луги, 1950, К. А. Рассадина.

M. subaurifera (Nyl.) Essl. — Луга (Elenkin A., Lich. fl. Ross., 1904, № 153 «b» (1900, leg. Elenkin)); там же, 1900, А. А. Еленкин.

Micarea misella (Nyl.) Hedl. — Луга (Elenkin A., Lich. fl. Ross., 1904, № 189 («ad truncos decorticatos Pini in sylvis non procul opp. Luga (distr. Petropoli), leg. Elenkin, 1900»)).

Mycoblastus sanguinarius (L.) Norman — Луга (Elenkin A., Lich. fl. Ross., 1904, № 194 «b» («ad lignum vetustum in viciniis opp. Luga (distr. Petropolitani, 1900, leg. Elenkin»)).

Mycocalicium subtile (Pers.) Szatala — Луга (Elenkin A., Lich. fl. Ross., 1904, № 198 («ad ligna vetusta (saepimenta) in viciniis opp. Luga (distr. Petropolitana), 1900, leg. Elenkin»)).

Myxobilimbia sabuletorum (Schreb.) Hafellner — Элиста, ул. Улан-Туг, д. 7, 11.04.2002, Н. Н. Очирова.

Neofuscelia verruculifera (Nyl.) Essl. — Владимир (Elenkin A., Lich. fl. Ross., 1904, № 154 «a» («ad corticem arborum frondosarum, prescipue *Quercus*: a) in viciniis opp. Vladimir, 1903, leg. Elenkin»)).

Parmelia sulcata Taylor — С.-Петербург, Еврейское кладбище, аллея Герцена, старый участок 2/2, на березе, 05.12.1994, № L5110, Н. В. Малышева; там же, Новодевичье кладбище, на пне, 05.11.1994, № L5091, она же; там же, Волковское кладбище, Яковлевская аллея, на липе, 30.09.1994, № L5085, она же; там же, Смоленская набережная, у Смольного института, на липе, 27.05. 1995, № L5101, она же. Ломоносов, Верхний парк, Рябиновая аллея, на дубе, 11.07.1991, № L5050, Н. В. Малышева. Луга, 1900, А. А. Еленкин. Всеволожск, 1905, И. А. Вереитинов. Элиста, ул. Улан-Туг, д. 7, 11.04.2002, Н. Н. Очирова; там же, парк Дружба, на стволе вяза, 20.05.2002, она же.

Parmeliopsis ambigua (Wulfen) Nyl. — Ломоносов, Верхний парк, у Красного пруда, на ольхе, 11.07.1991, № L5063, Н. В. Малышева. Всеволожск, 1905—1906, И.А.Вереитинов.

P. hyperopta (Ach.) Arnold — Казань, 1883, П. Н. Крылов; там же, 1910, И. А. Вереитинов. Буинск, 1883, С. И. Коржинский.

Peltigera aphthosa (L.) Willd. — Луга, 1924, С. С. Ганешин; там же, по берегу оз. Омчино, на почве, 1954, К. А. Рассадина. Всеволожск, 1905, И. А. Вереитинов.

P. canina (L.) Willd. var. *canina* f. *canina* — Ломоносов, Верхний парк, Ореховая аллея, на гранитной скамье, 11.07.1991, № L5056, Н. В. Малышева. Казань, Борисково, 1909, И. А. Вереитинов. Луга, за р. Рапотной, 1921, Михайлова; окр. Луги, оз. Чино, имение И. В. Штоль, 1908, Чурахов.

Peltigera canina (L.) Willd. var. *canina* f. *spongiosa* Tuck. — Казань, 1883, П. Н. Крылов.

P. canina (L.) Willd. var. *subcanina* (Gyeln.) Frey f. *subcanina* — Казань, Немецкая Швейцария, 1883, П. Н. Крылов.

P. didactyla (With.) J. R. Laundon — С.-Петербург, Ушково, 1957, В. П. Савич; там же, 1958, он же. Ломоносов, Верхний парк, Липовая аллея, у основания липы, 11.07.1991, № L5045, Н. В. Малышева. Зеленогорск, курорт, 1951, 1955, Е. К. Штукенберг. Казань, 1883, П. Н. Крылов.

P. leucophlebia (Nyl.) Gyeln. — Гатчина, 1930, Н. Н. Карташева. Луга, 1900, А. А. Еленкин.

P. malacea (Ach.) Funck — Казань, 1883, П. Н. Крылов, 1883. Луга (Elenkin A., Lich. fl. Ross., 1904, № 178, «inter muscos in sylvis prope opp. Luga (distr. Petropolitani), 1902, leg. Elenkin»); там же, 1900, А. А. Еленкин.

P. praetextata (Flörke ex Sommerf.) Zopf — окр. Казани, ст. Обсерватория, 1912, И. А. Вереитинов. Луга, за р. Рапотной, 1925, Михайлова.

P. rufescens (Weiss) Humb. — Зеленогорск, 1951, Е. К. Штукенберг; там же, 1952, она же; там же, 1955, она же. Окр. Луги, оз. Чино, бывш. имение Штоль, 1908, Чурахов.

Pertusaria albescens (Huds.) M. Choisy et Werner — Ломоносов, Верхний парк, Илликововская аллея, на липе, 11.07.1991, № L5114, Н. В. Малышева; там же, у Красного пруда, на ольхе, 11.07.1991, № L5059, она же; там же, Восточная аллея, на тополе, 11.07.1991, № L5040, она же.

P. coccodes (Ach.) Nyl. — Ломоносов, Верхний парк, Липовая аллея, на липе, 11.07.1991, № L5046, Н. В. Малышева.

Phaeophyscia ciliata (Hoffm.) Moberg — Ломоносов, 1899, А. А. Еленкин; там же, 1903, он же. Клин (Elenkin A., Lich. fl. Ross., 1904, № 90 «b» (сборы 1903 г.)).

P. nigricans (Flörke) Moberg — Элиста, ул. Улан-Туг, д. 7, на старом шифере, 11.04.2002, Н. Н. Очирова; там же, парк Дружба, на стволе вяза, 20.05.2002, она же; там же, на бетоне, 20.05.2002, она же.

P. orbicularis (Neck.) Moberg — С.-Петербург, Новодевичье кладбище, на железобетонном столбе, 05.11.1994, № L5093, Н. В. Малышева; там же, Преображенское кладбище, Главная аллея и 1-я Поперечная, участок № 36, на тополе, 05.12.1994, № L5108, она же. Луга, 1900, А. А. Еленкин. Элиста, ул. Улан-Туг, д. 7, 11.04.2002, Н. Н. Очирова.

Phlyctis argena (Spreng.) Flot. — С.-Петербург, Лисий Нос, парк Дубки, берег залива, на ольхе, 01.07.1991, № L5105, Н. В. Малышева; Ломоносов, Верхний парк, Рябиновая аллея, на дубе, 11.07.1991, № L5051, Н. В. Малышева.

Physcia adscendens (Fr.) H. Olivier — Казань, 1883, П. Н. Крылов; там же, 1911, И. А. Вереитинов. Элиста, ул. Улан-Туг, д. 7, 11.04.2002, Н. Н. Очирова.

P. aipolia (Ehrh. ex Humb.) Fürnr. — Луга, 1900, А. А. Еленкин.

P. dubia (Hoffm.) Lettau — С.-Петербург, наб. р. Крестовка, на липе, 24.05.1995, № L5138, Н. В. Малышева; там же, Лазаревское кладбище, угол Ломоносовской и Россиевской дорожек, участок № 3, на клене, 24.11.1994, № L5117, Н. В. Малышева. Архангельск, на древесине, 1928, В. И. Мазюкевич; там же (Savicz V. P. Lich. Rossica, Decas XIV (1964), № 138). Старица, Успенский монастырь, на гранитной плите, 22.09.1996, А. И. Маринина.

P. stellaris (L.) Nyl. var. *stellaris* — С.-Петербург, Чесменское кладбище, у входа слева, на тополе, 18.01.1995, № L5082, Н. В. Малышева; там же, Преображенское кладбище, у входа со стороны метро, у захоронения Буйницкого, на тополе, 05.12.1994, № L5109, она же; там же, Северное кладбище, Лесной участок № 2, на тополе, 10.12.1994, № L5097, она же; там же, Южное кладбище, на липе, 12.11.1994, № L5072, она же; там же, 1994, на иве, № L5077, она же; там же, наб. Мартынова, угол Константиновского пр., на иве, 27.05.1995, № L5124, Н. В. Малышева; там же, памятник природы «Комаровский берег», на иве, 12.06.2002, № L930, О. А. Катаева; там же, комплексный памятник природы «Стрельнинский берег», на иве, 17.09.2004, Л. Е. Курбатова. Ломоносов, 1899, А. А. Еленкин; там же, 1903, он же. Казань, Немецкая Швейцария, 08.09.1883, П. Н. Крылов; там же, (без года), С. И. Коржинский; окр. Казани, на пихте, 17.08.1942, Л. И. Савич-Любицкая. Нижний Новгород, 1903, А. А. Еленкин. Волгоград, (Сарепта), на боярышнике, 1903, Б. Келлер. Тамбов, 1904, И. Шираевский. Люберцы (Elenkin A., Lich. fl. Ross., 1904, № 87 «b» (сборы 1903 г., на березе)). Подольск, 1903, А. А. Еленкин. Сергиев Посад, 1907, А. А. Еленкин. Александров, 1903, А. А. Еленкин. Киржач, «на ивах по лугу», 27.02.1910, Н. И. Кузнецов; там же, «на коре яблони в саду семинарии», 16.10.1910, он же; там же, «на коре березы в саду семинарии», 16.10.1910, он же. Луга, имение Кудрявцевых на Обле, на боярышнике, 1925, С. С. Ганешин. Любань, 1899, А. А. Еленкин. Элиста, ул. Улан-Туг, д. 7, на старой яблоне, 11.04.2002, Н. Н. Очирова; там же, парк Дружба, на вязе, 20.05.2002, она же.

P. stellaris (L.) Nyl. var. *rosulata* (Ach.) Nyl. — Сортавала, на коре домашней яблони, 17.05.1942, V. Räsänen; там же (Lichenes Fenniae exsiccati, Fasc. XIX (nr. 901—950), 1946, № 915).

P. tenella (Scop.) DC. — С.-Петербург, Малоохтинское кладбище, 2-я аллея, 14.01.1995, № L5119, Н. В. Малышева; там же, Шуваловское кладбище, Центральная дорожка, участок № 5, на тополе, 26.07.1994, № L5111, она же; там же, комплексный памятник природы «Стрельнинский берег», огороды, на стволе вяза, 17.09.2004, Л. Е. Курбатова. Ломоносов, Верхний парк, у Катальной горки, на грецком орехе, 01.07.1991, № L5065, Н. В. Малышева. Луга (Elenkin A., Lich. fl. Ross., 1904, № 175 «a» (leg. Elenkin, 1903)).

Physconia distorta (With.) J. R. Laundon — С.-Петербург, Северное кладбище, Сосновый участок № 5, на осине, 10.12.1994, № L5098, Н. В. Малышева. Ломоносов, Верхний парк, у Катальной горки, у пруда, на грецком орехе, 01.07.1991, № L5066, Н. В. Малышева. Уфа, Каменный перевоз, 21.08.1918, № L1052, И. А. Вереитинов. Всеволожск, 1905, И. А. Вереитинов. Любань, у ж.-д. вокзала, на тополе, 14.09.1999, О. А. Катаева. Элиста, парк Дружба, на вязе, 20.05.2002, Н. Н. Очирова.

P. enteroxantha (Nyl.) Poelt — Элиста, парк Дружба, на вязе, 2002, Н. Н. Очирова.

Placynthiella uliginosa (Schrad.) Coppins et P. James — С.-Петербург, Курортный р-н, пос. Комарово, памятник природы «Комаровский берег», сосняк зеленомошный с папоротником, на песчаной почве соснового выворота, 2002, О. А. Катаева. Вышний Волочек, 1907, А. А. Еленкин. Луга, 1900, А. А. Еленкин.

Platismatia glauca (L.) W. L. Culb. et C. F. Culb. — Ломоносов, Верхний парк, Рябиновая аллея, на липе, 11.07.1991, № L5052, Н. В. Малышева.

Pleurosticta acetabulum (Neck.) Elix et Lumbsch. — Волгоград, (Сарепта) (Elenkin A., Lich. fl. Ross., 1904, № 103 «а» («Sarepta, 1851, leg. Becker»)).

Porpidia crustulata (Ach.) Hertel et Knoph — Пестово, левый берег р. Молога у города, на валуне на пастбище, 1995, О. А. Катаева (в пакете с *Acarospora impressula*).

Pseudevernia furfuracea (L.) Zopf — Зеленогорск, сосняк у моря, 1952, Е. К. Штукенберг. Сосновый Бор, юго-зап. побережье Финского залива, сосны, 1982, И. И. Бредкина. Всеволожск, 1905, И. А. Вереитинов.

Ramalina dilacerata (Hoffm.) Hoffm. — окр. Петрозаводска, 1860—1868, А. К. Гюнтер. Николаевск-на-Амуре, весна 1903, Н. Шестунов; там же, на коре ольхи, 25.06.1906, он же.

R. farinacea (L.) Ach. — С.-Петербург, Каменный остров, наб. Большой Невки, у 19-го моста, на вязе, 24.05.1995, № L5137, Н. В. Малышева. Ломоносов, Верхний парк, Восточная аллея, на тополе, 11.07.1991, № L5035, Н. В. Малышева. Всеволожск, 1905, И. А. Вереитинов.

R. pollinaria (Westr.) Ach. — Ломоносов, Верхний парк, Рябиновая аллея, на дубе, 01.07.1991, № L5048, Н. В. Малышева; там же, в конце аллеи от Катальной горки, на клене, 11.07.1991, № L5068, она же. 1882, С. И. Коржинский; там же, 1883, П. Н. Крылов; Зеленодольск («Зеленый дол, кв. 158—159, на стволах ели, 28.06.1937, Кожанов»). Элиста, ул. Улан-Туг, д. 7, 11.04.2002, Н. Н. Очирова.

R. thrausta (Ach.) Nyl. — Киржач, «на ветвях деревьев в сосновом лесу около семинарии», 09.09.1913, Н. И. Кузнецов.

Rinodina exigua (Ach.) Gray — Луга (Elenkin A., Lich. fl. Ross., 1904, № 91 «а» («Luga») (сборы 1900 г.)).

R. laevigata (Ach.) Malme — Луга (Elenkin A., Lich. fl. Ross., 1904, № 177 («ad corticem Pini haud rara prope opp. Luga distr. Petropolitani, 1900, leg. Elenkin»)); там же, 1900, А. А. Еленкин.

Scoliciosporum chlorococcum (Graewe ex Stenh.) Vězda — С.-Петербург, Смольная наб., у Смольного института, на иве, 27.05.1995, № L5129, Н. В. Малышева; там же, Волковское лютеранское (католическое) кладбище, около № 81, на липе, 15.01.1995, № L5100, она же; С.-Петербург, Ломоносов, Верхний парк, Западная аллея, на старой сосне, 11.07.1991, № L5034, Н. В. Малышева.

Trapelia coarctata (Sm.) M. Choisy — Пенза, овраг Проломный, мягкий опоковилный песчаник и мягкий песчаник, 1924, Е. К. Штукенберг.

Tuckermannopsis chlorophylla (Willd.) Hale — С.-Петербург, Каменный остров, наб. Большой Невки, на липе, 24.05.1995, № L5136, Н. В. Малышева. Ломоносов, Верхний парк, Восточная аллея, на тополе, 01.07.1991, № L5037, Н. В. Малышева; там же, Западная аллея, на дубе, 11.07.1991, № L5030, она же.

Umbilicaria deusta (L.) Baumg. — Луга, на валунах, 1903, А. А. Еленкин.

Usnea hirta (L.) Weber ex F. H. Wigg. var. *hirta* — Ломоносов, Верхний парк, Восточная аллея, на тополе, 11.07.1991, № L5038, Н. В. Малышева.

Usnea hirta (L.) Weber ex F.H.Wigg. var. *minutissima* (Mereschk.) Cretz. — Казань, 1883, П.Н. Крылов; там же (Mereschkowsky C., Lich. Ross. exs., 1913, № 53).

U. subfloridana Stirt. — Казань, 1883, П. Н. Крылов.

Verrucaria muralis Ach. — С.-Петербург, наб. Мартынова, на железобетонной стенке, 24.05.1995, № L5139, Н. В. Малышева; там же, набережная у Морского вокзала, на цементном стыке гранитных стенок, 28.05.1995, № L5126, она же. Подольск (Elenkin A., Lich. fl. Ross., 1904, № 150 (leg. Elenkin, 1903)).

Vulpicida pinastri (Scop.) J.-E. Mattsson et M.J. Lai — С.-Петербург, Пороховское кладбище, вход с ул. Красина, у братских могил, на липе, 17.12.1994, № L5088, Н. В. Малышева; там же, Шуваловское кладбище, Пушкинская дорожка, участок № 8, 26.11.1994, № L5095, она же.

Xanthoparmelia camtschadalis (Ach.) Hale — Астрахань (Elenkin A., Lich. fl. Ross., № 6, 1901 (1866, leg. Becker)).

X. conspersa (Ehrh. ex Ach.) Hale — Ломоносов, Верхний парк, Ореховая аллея, на гранитном валуне, 11.07.1991, № L5055, Н. В. Малышева. Луга (Elenkin A., Lich. fl. Ross., № 54 «с», 1904 (leg. Elenkin, 1903)); там же, 1900, он же.

Xanthoria candelaria (L.) Th. Fr. — С.-Петербург, Лисий Нос, парк Дубки, берег залива, на старом дубе, 01.07.1991, № L5104, Н. В. Малышева. Ломоносов, Верхний парк, Восточная аллея, на дубе, 11.07.1991, № L5042, Н. В. Малышева. Луга, 1900, А. А. Еленкин.

X. fallax (Hepp) Arnold — Казань, 1883, П. Н. Крылов. Рязань (Elenkin A., Lich. fl. Ross., 1904, № 80 «е» («Riazan») (сборы 1903 г.)).

X. parietina (L.) Th. Fr. var. *parietina* — С.-Петербург, Чесменское кладбище, 1995, № L5083, Н. В. Малышева; там же, Южное кладбище, на липе, 12.11.1994, № L5070, она же. Ломоносов, Верхний парк, у Катальной горки, у пруда, на грецком орехе, 01.07.1991, № L5067, она же; там же, ст. Бронка, на железобетонном столбе, 09.07.1991, № L5112, она же. Луга, оз. Чино, имение Штоль, 1908, Чурахов.

X. parietina (L.) Th. Fr. var. *adpressa* Mereschk. — Казань (Mereschkowsky C., Lich. Ross. exs., 1913, № 42).

X. polycarpa (Hoffm.) Th. Fr. ex Rieber — С.-Петербург, наб. Адмирала Лазарева, у дома № 6, на вязе, 27.05. 1995, № L5122, Н. В. Малышева; там же, Южное кладбище, на липе, 12.11.1994, № L5069, она же; там же, в центре, на ясене, 12.11.1994, № L5075, она же. Казань, 1883, П. Н. Крылов. Луга, имение Кудрявцевых на Обле, 1925, С. С. Ганешин.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Малышева Н. В. Лишайники Санкт-Петербурга. 2. Изменения лихенофлоры за 270 лет // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 7. С. 55—72.

Малышева Н. В. Лишайники городов России и зарубежья в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (С.-Петербург) // Микология и криптогамная ботаника в России: традиции и современность. Тр. Междунар. конф., посвящ. 100-летию организации исследований по микологии и криптогамной ботанике в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова РАН (Санкт-Петербург, 24—28 апреля 2000 г.). СПб., 2000. С. 351—353.

Малышева Н. В. Лишайники Санкт-Петербурга. СПб., 2003. 100 с.

(Савич В. П.) Savicz V. P. Lichenotheca Rossica. Decas XIV (1964)// Новости систематики низших растений. Л., 1964. Т. 1. С. 220—223; Decas XVIII (1968) // Там же. 1968. Т. 5. С. 251—254; Decas XXII (1973) // Там же. 1973. Т.10. С. 235—237.

Elenkin A. Lichenes florae Rossiae et regionum confinium orientalium // Тр. Импер. С.-Петерб. бот. сада. 1901. Т. 19. Вып. 1. С. 1—52; 1904. Т. 24. Вып. 1. С. 1—118.

Malysheva N. V. Lichens from European towns in the Herbarium of the Komarov Botanical Institute (LE) // Plant, fungal and habitats diversity investigation and conservation: Abstr. IV Balkan botanical congress (Sofia, Bulgaria, 20—26 June 2006). Sofia, 2006. P. 311.

Mereschkowsky C. Lichenes Rossiae exicati. Kazan, 1913.

Räsänen V. Lichenes Fenniae exsiccati, Fasc. XIX (nr. 901—950), 1946, № 915.

Santesson R., Moberg R., Nordin A. et al. Lichen-forming and lichencolous fungi of Fennoscandia. Uppsala, 2004. 359 p.

SUMMARY

The checklist of 150 lichen species collected in 58 cities of Russia and kept in the Herbarium of the Komarov Botanical Institute (LE) is given.

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 (47 + 57) : 58

© Н. И. Шорина, М. М. Старостенкова, Л. М. Шафранова

ИРИНА ЛЬВОВНА КРЫЛОВА (К 80-летию СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ)

N. I. SHORINA, M. M. STAROSTENKOVA, L. M. SHAFRANOVA.
IRINA LVOVNA KRYLOVA (TO THE 80th ANNIVERSARY)

Московский педагогический университет
Поступила 30.05.2007

22 мая 2007 г. исполнилось 80 лет Ирине Львовне Крыловой — известному российскому геоботанику, фитоморфологу и ресурсоведу.

И. Л. Крылова родилась в Москве, где ее отец был в командировке вместе с женой. Семья Крыловых жила в то время на Дальнем Востоке (в 1920-х годах — Республика ДВК) во Владивостоке, позже в Хабаровске. Здесь работал ее отец Л. В. Крылов, высококвалифицированный экономист, окончивший Московский коммерческий институт (ныне Академия им. Г. В. Плеханова). Он был секретарем местного географического общества и тесно общался с известным путешественником и писателем В. К. Арсеньевым. В 1930 г. Л. В. Крылова арестовали и перевезли в Москву в Бутырскую тюрьму, а затем выслали в Саратов, где в этом время — в 1932—1933 гг. — был страшный голод.

В 1935 г. семья Крыловых переехала в г. Горький (Нижний Новгород). Здесь отец работал экономистом, а мать, закончившая Тимирязевскую академию по специальности энтомология, — на дорожно-малярийной станции. Все школьные годы Ирины Львовны прошли в Нижнем Новгороде, и именно этот древний город она считает своей «малой родиной».

В 1944 г. И. Л. окончила школу с отличием и благодаря этому получила возможность поступить на биологический факультет Московского государственного университета (МГУ).

И. Л. Крылова специализировалась по кафедре геоботаники. Тогда кафедрой руководил ее основатель В. В. Алехин, а преподавали П. А. Смирнов, Н. Я. Кац, И. Г. Серебряков, Г. И. Дохман, Т. Б. Вернандер. Обстановка на кафедре была демократичной: по словам И. Л., там был пиетет не званий, а знаний. При кафедре был прекрасный геоботанический кружок, который посещали не только студенты, но и школьники: например, Б. А. Юрцев, впоследствии выдающийся флорист, систематик и ботаникогеограф. Теплую домашнюю атмосферу кафедры создавали старший лаборант Н. Л. Соколова: на кафедре студентов не только учили, но и воспитывали в них интеллигентность и заботились о них, что было весьма важно в трудные военные и послевоенные годы. Самым ярким впечатлением студенческих лет была для И. Л. экспедиция с И. Г. Серебряковым на Приполярный Урал (1947 г.), где нужно было определять запасы кормов для северных оленей. В это же время она познакомилась с некоторыми идеями И. Г. Серебрякова, что очень пригодилось ей в дальнейшем.



В 1949 г. И. Л. закончила университет. Темой ее дипломной работы была биология *Carex pilosa*, руководителем — Т. Б. Вернандер, материал был собран в Тульских Засеках. В 1950 г. И. Л. поступила в аспирантуру Крымского филиала АН СССР в г. Симферополе. Темой ее диссертационной работы была «Биология бука и сосны (*Pinus hamata*) по верхней границе леса в горах Крыма». Хотя официальным научным руководителем был профессор С. С. Станков (приглашенный в 1949 г. заведовать кафедрой геоботаники МГУ), во время приездов в Москву И. Л. пользовалась возможностью консультироваться у своих прежних учителей, и в первую очередь у И. Г. Серебрякова. Материал по теме был собран при обходе верхней границы леса всех Крымских Яйл, а также при периодических измерениях величин годичных приростов сосен в разных высотных поясах Бабуган-Яйлы. В результате оказалось, что формы роста деревьев и величина их прироста могут быть надежными индикаторными признаками, позволяющими определить, является ли граница леса климатической или пасторальной, т. е. сниженной благодаря выпасу скота. В дальнейшем возможность применения этого показателя удалось подтвердить на Среднем Урале и в Карпатах.

В 1954 г. диссертация была успешно защищена, и два года И. Л. Крылова работала младшим научным сотрудником отдела ботаники Крымского филиала АН СССР, изучая растительность Керченского п-ова. В 1956 г. в связи с реорганизацией филиала она была уволена. Осенью 1956 г. И. Л. Крылова была зачислена в Уральский лесотехнический институт в г. Свердловске (ныне Екатеринбург) на должность старшего преподавателя, где вела ботанику и дендрологию и проявила несомненный незаурядный педагогический талант. Однако через два года в связи с тяжелой болезнью родителей И. Л. переезжает в Москву. В 1960 г. она поступает во Всесоюзный институт лекарственных растений (ВИЛАР), вначале в Отдел ботаники, а после реорганизации отдела — в Лабораторию дикорастущих растений, которой руководил А. И. Шретер. Огромное преимущество этого прикладного института было в том, что можно было ездить в экспедиции по хоздоговорам с организациями, заготавливающими сырье лекарственных растений. Целью экспедиций было изучение распространения этих видов, определение запасов сырья, сбор образцов для химических анализов и т. п. Каждая экспедиция состояла из 4—5 человек. Рабочими были обычно студенты педагогических или фармацевтических институтов.

Ботаническое ресурсоведение делало тогда первые шаги, и наряду с производственными заданиями нужно было разработать достоверные и легко доступные методики оценки запасов сырья, влияния эколого-ценотических факторов на урожайность и качество сырья, а главное — методику определения продолжительности

восстановления ценопопуляций после проведения заготовок. Для этой последней цели в нескольких заповедниках были проведены многолетние эксперименты по восстановлению популяций багульника, брусники, вахты трехлистной, ландыша, горицвета весеннего. Для видов, у которых использовались подземные органы (скополии карниолийской, диоскореи кавказской, кровохлебки лекарственной, горца змеиного, лапчатки прямостоячей, щитовника мужского), разрабатывали способы измерения возраста экземпляров по морфологическим показателям. В разные годы экспедиции работали на Западном Кавказе, Алтае, Карпатах и в средней полосе европейской части СССР от Литвы до Предуралья. В результате исследований И. Л. отечественное ресурсоведение вышло на новый уровень. Итоги огромной работы И. Л. оформила в виде докторской диссертации «Ресурсная характеристика лекарственных растений как научная основа их рациональной эксплуатации», которую она с блеском защитила в 1985 г.

И. Л. интересовали не только прикладные, но и теоретические проблемы, например основное эволюционное направление развития морфологических структур в пределах отдельных таксонов: от многочисленного и неопределенного числа тех или иных органов до стабильного — необходимого и достаточного для выполнения соответствующих функций. По этой проблеме И. Л. опубликовала ряд статей на материале родов *Scopolia*, *Ornithogalum* и др.

В 1990 г. И. Л. вышла на пенсию, хотя продолжала обрабатывать и публиковать материалы, до которых раньше не доходили руки. Всего ею опубликовано более 120 научных работ, преимущественно в журналах «Растительные ресурсы» и «Бюллетень МОИП», а также в крупных справочных изданиях (И. А. Губанов, И. Л. Крылова, В. Л. Тихонова. Дикорастущие полезные растения СССР. М., Мысль, 1976; Атлас ареалов и ресурсов лекарственных растений СССР, отв. ред. А. И. Шретер, М., ГУКГ, 1976; Биологическая флора Московской области, вып. 1, 8, 10). Особое место среди работ И. Л. занимает брошюра «Человек-легенда» о Г. Э. Гроссете.

Свой опыт и знания И. Л. охотно и бескорыстно передавала и передает своим ученикам-аспирантам (их у нее было пятеро, четверо успешно защитили диссертации), молодым ботаникам, а также многочисленным коллегам. С ней до сих пор поддерживают связь многие ботаники, работавшие с ней в экспедициях. И. Л. часто выступает в качестве оппонента на защитах кандидатских и докторских диссертаций. Она проявляет себя как принципиальный, строгий, но неизменно доброжелательный критик, готовый поддержать добросовестную работу и подсказать автору новые возможности развития его идей и их практического использования. Такое творческое отношение И. Л. к диссертантам — одно из проявлений свойственного ей чувства долга и ответственности. Оно проявляется в отношении И. Л. к людям, их научной деятельности и особенно к своим учителям и их памяти. И. Л. постоянно готова помочь человеку, оказавшемуся в беде, причем делает это очень деликатно, ненавязчиво. Она очень любит четвероногих, свято помня слова Сент-Экзюпери: «Мы в ответе за тех, кого приручили». Друзья называют И. Л. совестью ботаники.

Пожелаем же дорогой Ирине Львовне здоровья, бодрости, интересной содержательной жизни и новых достижений в нашей любимой науке — ботанике.

В РУССКОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

УДК 58 : 061.231

© А. Ф. Лукницкая

РАСШИРЕННОЕ ЗАСЕДАНИЕ АЛЬГОЛОГИЧЕСКОЙ СЕКЦИИ, ПОСВЯЩЕННОЕ 100-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ МАКСИМИЛИАНА МАКСИМИЛИАНОВИЧА ГОЛЛЕРБАХА (1907—1989) (29—31 ОКТЯБРЯ 2007 Г., САНКТ-ПЕТЕРБУРГ)

A. F. LUKNITSKAYA. EXPANDED MEETING OF THE ALGOLOGICAL SECTION DEDICATED TO THE 100th ANNIVERSARY OF MAKSIMILIAN MAKSIMILIANOVICH GOLLERBACH (1907—1989) (29—31 OCTOBER 2007, ST. PETERSBURG)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 10.12. 2007

29—31 октября 2007 г. в С.-Петербурге проходило расширенное заседание альгологической секции Русского Ботанического общества (РБО), посвященное 100-летию со дня рождения Максимилиана Максимилиановича Голлербаха. Оно было организовано Лабораторией альгологии Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН и РБО.

Заседание открыла председатель альгологической секции К. Л. Виноградова. В своем вступительном слове она отметила основные вехи жизненного и научного пути М. М. и его роль в развитии отечественной альгологии. Затем были заслушаны доклады участников заседания, посвященные самым разным аспектам альгологии: проблемам систематики, флористики, цитологии, разрабатываемым на основе классических и новейших (электронно-микроскопический, генетический и биохимический) методах. Большое внимание уделялось прикладным аспектам, альгологии, в частности почвенным водорослям как индикаторам состояния почв в регионах добычи нефти, в районах нарушенных территорий шахт, в зонах влияния автомагистралей.

В заседаниях приняли участие 52 человека: сотрудники институтов Российской академии наук, университетов, педагогических и других высших учебных заведений из С.-Петербурга, Москвы, Сыктывкара, Кирова, Борка, Нижнего Новгорода, Петрозаводска, Иркутска и ближнего зарубежья (Украина, Киев).

Все доклады были выслушаны и обсуждены с большим интересом. В целом конференция прошла удачно. Она продемонстрировала, что альгология в России обладает большим научным потенциалом, показала сплоченность и взаимную заинтересованность коллег, полезность и необходимость подобных профессиональных встреч, которые способствуют обмену информацией, координации исследований, живому обсуждению работы каждого и просто знакомству коллег друг с другом. Особенно отрадно отметить, что происходит приток в альгологию молодых специалистов, работающих с применением новых методов.



М. М. Голлербах.



Открытые заседания.

Справа — председатель альгологической секции РБО К. Л. Виноградова, слева — ученый секретарь секции А. Ф. Лукницкая.



В перерыве между докладами.

Завершая обсуждение заслушанных докладов, К. Л. Виноградова выразила общее чувство удовлетворения работой конференции и призвала коллег активизировать работу альгологической секции РБО. За активное участие в подготовке конференции она выразила особую благодарность ученому секретарю секции А. Ф. Лукницкой, которая провела основную организационную работу, а также сотрудникам Лаборатории альгологии Т. А. Михайловой, О. Ю. Яковлевой и О. Н. Болдиной.

На альгологической секции были представлены следующие доклады:

М. В. Гецен (Сыктывкар). Альгологические научные школы и преемственность поколений в изучении природы восточноевропейских тундр.

Е. А. Бусыгина, Л. И. Домрачева, Л. С. Балезина, А. Н. Третьякова и др. (Киров). Наш М. М. Голлербах.

А. В. Пиневич (С.-Петербург). Синезеленые в пре(геномную эру).

П. М. Царенко (Киев). Альгофлора Украины: итоги и перспективы изучения.

С. Ф. Комулайнен (Петрозаводск). К истории альгологических исследований в Карелии и на Кольском полуострове.

К. В. Квитко (С.-Петербург). Симбиотические водоросли *Chlorella* sp., особенности их изменчивости.

Г. А. Юлова, А. Г. Охапкин (Н. Новгород). Альгологические исследования в Нижегородском Поволжье — история и современность.

Т. И. Алексахина (Москва). Почвенные водоросли лесных насаждений в зонах влияния автомагистралей в разных условиях.

Л. В. Кондакова (Киров). Методические основы альгоиндикации и альготестирования на современном этапе.

Л. Н. Волошко (С.-Петербург). Золотистые водоросли озер Полярного Урала.

Н. А. Ковальчук (С.-Петербург). Макроводоросли российского сектора Финского залива: видовой состав и распределение.

Е. Н. Максимова, Е. А. Судакова, О. Г. Лопатовская (Иркутск). Почвенные водоросли засоленных почв Прибайкалья.

Е. Н. Патова (Сыктывкар). Цианопрокариоты, вызывающие «цветение» водоемов восточноевропейских тундр.

С. И. Генкал, Е. В. Лепская (Борок). Морфологическая изменчивость, распространение и экология *Stephanodiscus niagara* (*Baccillariohyta*) в России.

О. В. Гаврилова (С.-Петербург). Морфогенетические функции цитоскелета у водорослей.

В. М. Андреева (С.-Петербург). О некоторых особенностях зеленых микроводорослей в пассивных культурах.

Р. Н. Белякова (С.-Петербург). Чужеродные *Cyanoprokaryota* российской акватории Финского залива Балтийского моря.

А. С. Стенина (Сыктывкар). Изучение диатомовых водорослей термокарстовых озер Большеземельской тундры.

Е. А. Судакова, И. Н. Егорова, А. С. Плешаков (Иркутск). Водоросли минеральных источников Северного Прибайкалья.

Н. М. Зимонина (Киров). Водоросли нарушенных местообитаний Севера.

М. Ф. Дорохова (Москва). Почвенные водоросли как индикаторы состояния почв в районах добычи нефти.

О. Н. Болдина (С.-Петербург). Группа цитологов и цитологические исследования в Лаборатории альгологии.

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 2008. VOL. 93. N 4)

«Наука» Индекс 70056

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2008. Т. 93. № 4)

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 2008. Т. 93. № 4. 513—656.